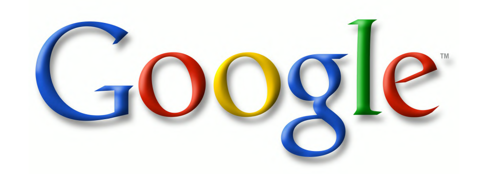
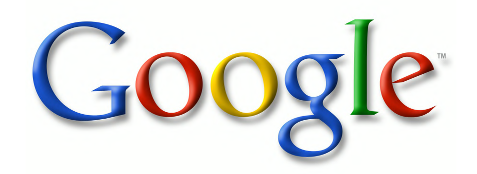
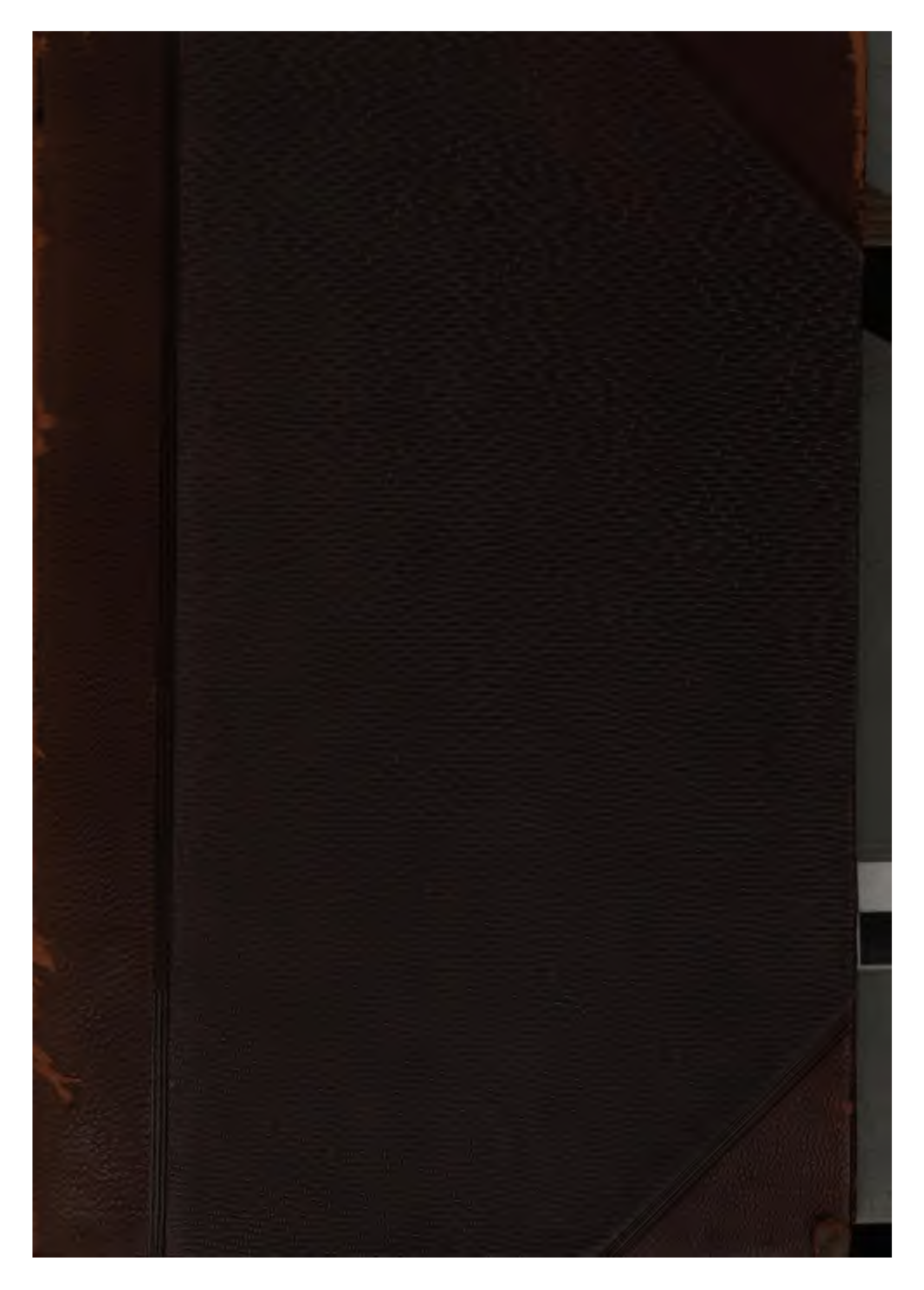
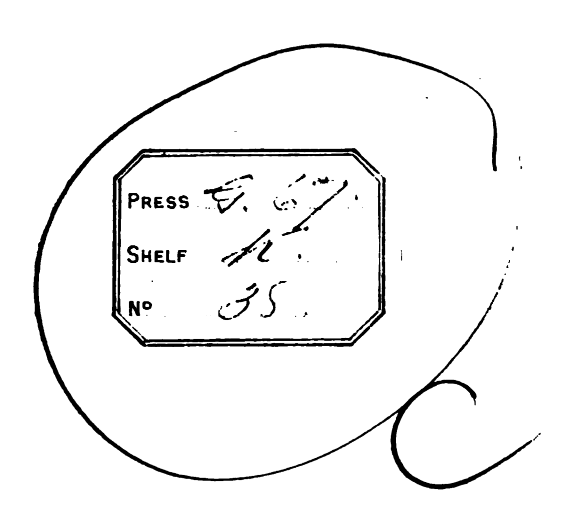
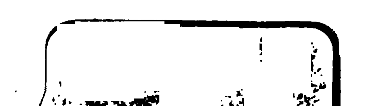







600025356R


PRESS
SHELF
Nº



PFLANZENPHYSIOLOGIE.

ERSTER BAND.



PFLANZENPHYSIOLOGIE.

EIN HANDBUCH

DES

STOFFWECHSELS UND KRAFTWECHSELS IN DER PFLANZE

VON

DR. W. PFEFFER,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN.

ERSTER BAND.

STOFFWECHSEL.

MIT 39 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1881.

Vorwort.

Das vorliegende Werk soll nicht ein Lehrbuch für den Anfänger sein, sondern als Handbuch eine ausführlichere Darstellung der derzeitigen Kenntnisse über die allgemeinen Vorgänge des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze bieten. Demgemäss werden die Grundzüge der Anatomie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen, sowie der Physik und Chemie als bekannt vorausgesetzt.

Die ältere Literatur hat nur insoweit Berücksichtigung gefunden, als sie grundlegend für unsere heutigen Auffassungen wurde, doch habe ich vielfach auf Stellen hingewiesen, in denen Anschauungen von nur noch historischem Werthe behandelt sind. War die Originalliteratur mir nicht zugänglich, so sind immer die von mir benutzten Quellen citirt. Da in dem »Catalogue of Scientific Papers, published by the Royal Society of London« eine ausführliche Zusammenstellung der von einer bestimmten Arbeit existirenden Abdrücke, Uebersetzungen u. s. w. geboten ist, so wird nach diesem Nachschlagewerke der Leser beurtheilen können, ob eine andere als die von mir citirte Quelle ihm leichter zugänglich ist.

Die nach definitiver Redaktion des Manuskriptes erschienenen Arbeiten sind nicht mehr berücksichtigt worden, und so schliesst für die ersten Kapitel dieses Buches die benutzte Literatur mit dem Frühjahr 1880 ab.

Eine einfache statistische Zusammenstellung der in der bezüglichen Literatur gebotenen Versuche und Schlussfolgerungen habe ich übrigens nicht liefern wollen, vielmehr bin ich gerade bestrebt gewesen, kritisch zu sichten und hervortreten zu lassen, welche Thatsachen als sicher stehend

anzunehmen sind und wo nur unzureichende und lückenhafte Erfahrungen vorliegen. Möge hierdurch der Anstoss zu recht vielen, unsere Erfahrungen läuternden und erweiternden Arbeiten gegeben werden, so ist ein wesentlicher Zweck dieses Buches erreicht. Denn der vielfachen Lücken und Mängel mir wohl bewusst, kann ich dieses Werk nicht mit dem Gefühle vom Stapel lassen, erreicht zu haben, was als Ziel mir einst vorschwebte. Indess blieb mir nur die Wahl, mit Verzicht auf fernere, durch eigene Untersuchungen gestützte kritische Sichtung abzuschliessen, oder die Resultate mehrjähriger Arbeit als zu eigener Instruktion unternommene Studien anzusehen und sie befriedigt unter Akten ruhen zu lassen.

Tübingen, 15. December 1880.

W. Pfeffer.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die Physiologie hat die Aufgabe, die Vorgänge im lebendigen Organismus nach Maass und Zahl festzustellen, auf ihre Ursachen zurückzuführen und in ihrer Bedeutung für den Organismus kennen zu lernen. Die physiologische Einsicht in gar manche ihrer morphologischen Seite nach mehr oder weniger bekannte Erscheinungen ist freilich zur Zeit nur lückenhaft oder so beschränkt, dass an eine physiologische Behandlung nicht wohl gedacht werden kann. Aber auch nicht alle Vorgänge, in welche die physiologische Forschung bis zu einem gewissen Grade einzudringen vermochte, finden in diesem Buche Berücksichtigung, in welchem insbesondere die Sexualität nicht behandelt, und die Frage nach Entstehung der Pflanzenformen nicht berührt wird. Nur unsere derzeitigen Kenntnisse über Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, über Ernährung und Arbeitsleistung im Allgemeinen sollen in Folgendem dargestellt werden.

Gegenstand physiologischer Forschung ist nur die lebendige Pflanze, doch in dieser auch ein jeder selbst nicht lebendige Theil, der im Dienste des Lebens thätig ist. Abgestorbene Zellen, luftführende Gefässe und Intercellularräume, die in Geweben höher entwickelter Pflanzen gewöhnlich zwischen lebenden Zellen gefunden werden, sind ja mit bestimmten Funktionen vertraut, welche freilich im Allgemeinen nur dazu dienen, lebendigen Zellen Existenzbedingungen zu schaffen. Wasser und lösliche Nährstoffe werden u. a. in den Wandungen todter Elementarorgane translocirt, und luftführende Räume vermitteln einen Gasaustausch, welcher den in Geweben eingeschlossenen lebenden Zellen den unentbehrlichen Sauerstoff zuführen hilft. Doch diese und andere Vorgänge haben nur so lange physiologische Bedeutung, als noch in Protoplasmakörpern anderer Zellen die Pulse des Lebens schlagen. Der Protoplasmakörper ist ja bekanntlich der lebendige Organismus in der Zelle und damit in der Pflanze, mit dem Absterben jenes ist die Zelle, mit der Zelle ist die Pflanze todt.

Wie den einzelnen Organen einer Pflanze verschiedene Funktionen zufallen, hat auch in den Geweben und in den einzelnen constituirenden Elementarorganen eine mehr oder weniger weitgehende Arbeitstheilung Platz gegriffen, welche nicht nur aus verschiedener Bedeutung todter Elementarorgane und lebender Zellen entstammt, sondern auch in der spezifisch ungleichen Thätigkeit benachbarter lebender Zellen ausgesprochen sein kann.

Die einzelne Zelle selbst ist wieder ein in morphologischer und in funktioneller Hinsicht gegliederter Körper. Der eigentlich lebendige Organismus ist der Protoplasmakörper, der wie eine Schnecke in ihrem Hause in dem selbst-

gebauten Zellhautgehäuse lebt, und die Vorgänge, welche sich in der Zellhaut, sowie in dem Zellsaft (Vacuolen) vollziehen, stehen in wesentlich analoger Abhängigkeit vom Protoplasma wie die Funktionen todter Elementarorgane. Wie jeder lebende Organismus ist auch der eigentliche Protoplasmakörper gegliedert, und soviel ist wenigstens bekannt, dass einzelne Theile dieses Körpers bei physiologischen Funktionen in ungleicher Weise bethätigt sein können. Es möge hier erinnert werden an die offenbar besondere Rolle, welche der Zellkern spielt, sowie an die Bedeutung, welche der peripherischen Umgrenzung des Protoplasmas für osmotischen Austausch, den Chlorophyllkörnern für Ernährung der Pflanze zukommt.

Um eine Erscheinung als Funktion der erzeugenden Bedingungen zu erkennen, ist im Allgemeinen die physiologische Forschung genöthigt, die mitwirkenden Theile und wenigstens gewisse Eigenschaften derselben zu bestimmen, sowie den Anstoss zur Aktion und die zur Ausführung dieser nothwendige mechanische Vermittlung aufzudecken. Je weiter rückwärts man eine Erscheinung verfolgt, um so mehr wird der Kreis bewirkender und verketteter Ursachen sich erweitern, doch genügt häufig eine Zurückführung auf nächste oder nähere, noch weiterer Zergliederung fähige Ursachen, um eine vorläufig befriedigende Erklärung eines Phänomens zu geben und eine bestimmte Basis für Folgerungen und fernere Forschungen zu gewinnen. Alle Naturwissenschaft vermag ja überhaupt nur auf Grund der durch Erfahrung bekannten Eigenschaften abzuleiten, was unter gegebenen Bedingungen mit Nothwendigkeit erfolgt, und wenn der Physiologe auf empirische Qualitäten baut, welche Resultante aus verwickelten Componenten sind, verfährt er doch hiermit nicht anders als der Physiker, dem ja häufig eine noch in Faktoren zergliederbare Grösse als Ausgangspunkt für Forschungen dient, oder der Mathematiker, der die Folge von Voraussetzungen zwingend darlegt, auch wenn er complexe Grössen in die Rechnung einführte. Es ist auch keine Besonderheit der Physiologie, dass sich spezifische Eigenschaften des lebendigen Organismus aus dessen Struktur und chemischer Zusammensetzung nicht erklären lassen, denn die Chemie vermag z. B. ebensowenig die Eigenschaften organischer und anorganischer Verbindungen aus den Qualitäten der aufbauenden Atome vorauszusagen oder eine Erklärung für den Complex von Eigenschaften zu geben, welcher den Atomen eines Elementarstoffes erfahrungsgemäss zukommt. Aus den uns bekannten Qualitäten todter Körper lassen sich allerdings zahlreiche einzelne Funktionen in der lebenden Pflanze erklären, stets aber wird die Zergliederung anderer Phänomene auf Vorgänge zurückführen, für die wir die besonderen Eigenschaften des lebenden Organismus als gegeben hinnehmen müssen.

Alles wahrnehmbare Geschehen in lebendigen Pflanzen entspringt aber, wie jeder Vorgang in todten Massen, aus Bewegung und Veränderung materieller Theilchen. Je nachdem nun das Augenmerk wesentlich auf die chemischen molekularen Umlagerungen oder die dynamischen Leistungen gerichtet ist, wird die Thätigkeit im Organismus dem Stoffwechsel oder dem Kraftwechsel[1]) zu

---

[1]) Ungefähr gleichbedeutend mit Stoffwechsel sind folgende Bezeichnungen benutzt worden: Chemische Physiologie und Biochemie. Synonym mit Kraftwechsel sind: Physikalische Physiologie, Phytodynamik, Biophysik.

subsummiren sein, die demgemäss in keiner Weise scharf getrennte und von einander unabhängige Disciplinen der Physiologie bezeichnen sollen. Im Gegentheil sind ja dynamische Leistungen stetige Begleiter chemischer Umwandlungen und häufig genug werden Stoffwechselprozesse durch den Kraftwechsel in der Pflanze veranlasst oder regulirt.

Das Material und die Mittel für Stoffwechsel und Kraftwechsel werden in die Pflanze durch die für sie unerlässliche Wechselwirkung mit der Aussenwelt eingeführt. Einmal wird so Nahrung und zu Arbeitsleistungen befähigende Spannkraft in den vegetabilischen Organismus geschafft, sodann ist ein richtiges Ausmaass äusserer Verhältnisse, wie u. a. der Temperatur, unerlässliche und regulirende Bedingung für die Thätigkeit in der Pflanze, und ferner gehen vielfach von äusseren Einflüssen Anstösse aus, welche mehr oder weniger auffallende Effekte in Thätigkeit und Gestaltung der Pflanze erzielen.

Wie Nährstoffe theilweise in schon verarbeitbarer Form von Aussen in die Pflanze gelangen, oder erst innerhalb der grünen Pflanze durch Arbeitsleistung von Lichtstrahlen aus Kohlensäure und Wasser entstehen, wird in besondern Capiteln dargelegt werden. Indem nun die mit den Nährstoffen oder in irgend einer Weise in die Pflanze eingeführten Spannkräfte in lebendige Kräfte übergehen, wird die den Organismus zu Leistungen befähigende Arbeitskraft gewonnen, und zwar werden für die Thätigkeit unentbehrliche Betriebskräfte sowohl durch chemische Prozesse wie auch durch Vorgänge geliefert, welche von tiefer greifenden molekularen Umlagerungen nicht begleitet sind.

Die Form einer Leistung ist natürlich nicht allein durch die Natur und das mechanische Maass der vollziehenden Kräfte bestimmt, sondern in erster Linie von den Eigenschaften des Substrates und von der besonderen Anordnung und Verkettung der Angriffspunkte unter sich und mit dem Ganzen abhängig. Es gilt dieses ebensowohl für einen Organismus wie für einen Mechanismus. Wie u. a. durch die Spannkraft einer Feder der gesetzmässige Gang einer Uhr betrieben und einer Spieldose eine Harmonie von Tönen entlockt werden kann, hängt es auch von dem besondern Aufbau und überhaupt den Eigenschaften einer Pflanze ab, welcher Art die Leistungsformen sind, die hydrostatische Druckkräfte oder irgend welche an einem gegebenen Punkte angreifende Kräfte erzielen. Wenn in einem Pflanzengliede Construction und Eigenschaften ebenso bekannt wären wie in einer Uhr oder Spieldose, würden die Leistungsformen jenes, so gut wie die Leistungsformen dieser Mechanismen, als naturgemässe Folgen einer gegebenen Disposition uns entgegentreten.

Die gegebenen Bedingungen sind das Resultat vorausgegangener bildender und gestaltender Thätigkeiten in der Pflanze, die selbst nicht erklärt sind, wenn ein mechanisches Geschehen auch noch so eindringend aus einer überlieferten Disposition nach Ursache und Wirkung erklärt wird. Doch muss es stets eine der wichtigsten Aufgaben experimenteller physiologischer Forschung sein, Aktionen auf gegebene Dispositionen zurückzuführen und aus diesen zu erklären, sowie den Anstoss zu einer Thätigkeit und die nächsten Wirkungen, welche dieselbe hervorbringt, zu ermitteln.

Je nachdem nun die Veranlassung zu einer Thätigkeit in dem Entwicklungsgang der Pflanze oder in von Aussen kommenden Einwirkungen beruht, werden innere oder autonome von äusseren oder inducirten Anstössen zu unter-

scheiden sein. Innere wie äussere Anstösse können niemals entbehrt werden, da ja der Entwicklungsgang von den in der Pflanze gegebenen Eigenschaften gelenkt wird, und da Wechselwirkung mit der Aussenwelt für das Leben der Pflanze unentbehrlich ist. Wird ein im Entwicklungsgang der Pflanze sich ausbildender Anstoss als Ausgangspunkt einer Aktion erkannt, so ist dieselbe natürlich auf die nächste veranlassende Ursache ebensogut zurückgeführt, als wenn diese eine von Aussen influirende Wirkung ist. In letzterem Falle führt freilich die Quelle des Anstosses selbst nicht wieder auf eine vorausgegangene Thätigkeit des Organismus, und schon dieserhalb wird im Allgemeinen leichter ein Causalverhältniss zwischen einem äusseren Anstoss und wenigstens den endlichen Folgen dieses zu ermitteln sein, doch ist, wenn z. B. ein Lichtstrahl als Ursache eines Geschehens erkannt wird, keine eindringendere Erklärung gewonnen, als wenn ein im Organismus gebildetes Ferment als Ursache einer Thätigkeit festgestellt wird.

Bei einem Anstosse und überhaupt jeder Wirkung, wird mechanisch genommen zwischen Auslösung und Uebertragung von lebendiger Kraft zu unterscheiden sein. Während bei einer Uebertragung die in einem Systeme geleistete Arbeit dem Verlust an Energie in dem einwirkenden Systeme äquivalent ist, werden durch eine Auslösung in einem System aufgespeicherte Spannkräfte in lebendige Kraft verwandelt, und ein äquivalentes Verhältniss zwischen der ausgelösten Energie und der auslösenden Wirkung ist kein Erforderniss. Irgend ein anderes als äquivalentes Verhältniss kann sehr wohl, muss aber nicht zwischen auslösender und ausgelöster Kraft bestehen. Als Beispiel mag hier einerseits auf die mit dem Aufdrehen des Hahnes einer Wasserleitung steigende Wirkung des ausströmenden Wassers und anderseits auf die durch jeden Funken veranlasste Explosion einer beliebig grossen Pulvermasse hingewiesen sein.

Um die in die Pflanze eingeführten Spannkräfte, denen ja bekanntlich wesentlich die Arbeitskräfte im Organismus entspringen, in lebendige Kräfte überzuführen, bedarf es begreiflicherweise öfters innerer oder äusserer auslösender Anstösse. Solche können natürlich sowohl physikalischer, wie chemischer Natur sein, und im allgemeinen werden wir auch die chemischen Prozesse im Organismus, in denen ein äquivalentes Verhältniss zwischen der Menge des einwirkenden und des umgesetzten Körpers nicht besteht, als Auslösungsvorgänge ansprechen dürfen. Die meisten auslösenden Wirkungen in der Pflanze sind, soweit sich beurtheilen lässt, solche, in denen irgend eine Relation zwischen auslösender und ausgelöster Kraft eingehalten wird. So nimmt, um nur ein Beispiel zu nennen, eine heliotropische Krümmung mit der Intensität des auslösenden Lichtes zu, doch bietet u. a. die Reizbewegung von Mimosa pudica einen Fall, in welchem durch einen jeden erfolgreichen Anstoss die ganze überhaupt in Aktion tretende Spannkraft ausgelöst wird[1]).

Ob irgend eine Einwirkung überhaupt auslösend wirkt, hängt ganz und gar von den besonderen Eigenschaften des beeinflussten Körpers ab, und diese bestimmen auch durchaus die Qualität der ausgelösten Aktion. Dieser Erfolg

---

1) Auslösende Wirkungen üben durchgehends diejenigen Anstösse, welche man als Reiz zu bezeichnen pflegt, und man könnte füglich diesen Ausdruck als gleichbedeutend mit Auslösung hinnehmen.

kann demgemäss vollkommen different ausfallen, je nachdem derselbe Anstoss auf diesen oder jenen Apparat wirkt, und umgekehrt können in demselben Apparate verschiedene Anstösse dieselben Auslösungen hervorrufen. Ferner vermag, wenn die Einrichtungen eines Apparates entsprechend sind, ein Anstoss gleichzeitig zwei oder mehrere Vorgänge auszulösen, und wie z. B. die elektrische Telegraphie es zeigt, können auch fern von dem Angriffspunkte der auslösenden Wirkung die Folgen dieser zur Geltung kommen.

Aus dem Verhältniss zwischen auslösender und ausgelöster Wirkung ergeben sich obige und andere noch verwickeltere Verhältnisse unmittelbar als logische Folgerung, auch vermögen die in Industrie und Wissenschaft verwandten Apparate Beispiele mannigfacher Art zu demonstriren, welche den wahren Sachverhalt begreiflicherweise weit besser durchschauen lassen, als dieses bei Vorgängen in einem lebenden Organismus der Fall ist. Mögen nun diese letztern noch so unaufgeklärt vor uns liegen, und mögen sie die Resultante noch so complicirter Vorgänge sein, eine ausschliessliche Eigenheit des lebenden Organismus ist es nicht, dass u. a. gleiche Anstösse ungleiche Erfolge erzielen, und wenn z. B. an zwei Pflanzenstengeln der eine positive, der andere negative heliotropische Krümmungen in Folge der auslösenden Wirkung des Lichtes ausführt, so ist dieser Erfolg an sich nicht wunderbarer, als dass von zwei Dampfmaschinen nach Maassgabe der inneren Construction die eine sich vorwärts, die andere sich rückwärts bewegt, nachdem eine auslösende Druckwirkung das Einströmen des treibenden Dampfes in die Cylinder verursachte. Mit Kenntniss der auslösenden Ursache und des endlichen Erfolges ist aber selbstverständlich noch nicht die Qualität der Dispositionen im Organismus erkannt, von der sowohl die Rezeptivität, wie auch der Verlauf und der Erfolg der ausgelösten Aktion abhängt.

Aus obigen allgemeinen Darlegungen über die Bedeutung innerer und äusserer Ursachen für das Geschehen in der Pflanze ergeben sich auch die Normen, nach welchen jenes Verhältniss in speziellen Fällen zu beurtheilen sein wird. Stets hängt es von inneren Eigenschaften ab, ob überhaupt Thätigkeit stattfindet, sowie denn jene auch die Qualität des Geschehens bestimmen und somit die Erfolge, welche durch äussere Einwirkungen erzielt werden. Eine bestimmte Constellation äusserer Verhältnisse ist aber für die Existenz und für die Aktionsfähigkeit der Pflanze unerlässlich und innerhalb der vermöge innerer Eigenschaften zulässigen Grenzen wirken äussere Bedingungen nach Zeit und Maass auf Thätigkeit und Gestaltung des Organismus. Diese allgemeinsten Beziehungen gelten übrigens für Ursachen und Qualität der Veränderungen in jedem beliebigen Körper, denn von den einem Stückchen Eisen eigenthümlichen Eigenschaften hängt es ja auch ab, ob überhaupt und welche Erfolge chemische oder physikalische Eingriffe erzielen.

Mechanisch genommen wirken, wie früher ausgeführt wurde, äussere Agentien entweder als Auslösungen oder als Uebertragungen, doch lassen sich die äusseren Ursachen auch nach anderen Gesichtspunkten betrachten, z. B. mit Rücksicht auf den höheren oder geringeren Werth für die Pflanze, oder nach dem erzielten Erfolge, oder in wie weit sie zu diesem in näherer oder fernerer Beziehung stehen.

Dem Werthe nach könnte man u. a. nothwendige und nicht nothwendige

äussere Bedingungen unterscheiden. Den Hauptbedingungen würden z. B. die Herstellung genügender Temperatur. die Zufuhr von Wasser und von unentbehrlichen Nährstoffen zuzuzählen sein. während u. a. die Aufnahme der entbehrlichen Kieselsäure oder gewisse Druckwirkungen, aus denen sich für die Pflanze nicht nothwendige Erfolge ergeben, als Nebenbedingungen zu bezeichnen wären. Dabei kann aber sehr wohl für die eine Pflanze etwas eine Hauptbedingung sein. was für eine andere Pflanze, oder auch nur ein anderes Glied derselben Pflanze. eine Nebenbedingung ist, und unter Umständen wird das gleiche äussere Agens gleichzeitig nothwendige und nicht nothwendige Vorgänge veranlassen. Es sei hier an das Licht erinnert. welches wohl für viele Pilze. nicht aber für grüne Pflanzen entbehrlich ist und in diesen letzteren sowohl die nothwendige Produktion von organischem Nährmaterial, als auch nicht unbedingt nothwendige heliotropische Krümmungen vermittelt.

Mit Rücksicht auf den Eingriff selbst und dessen Erfolg würden sich mehrfache Unterscheidungen machen lassen. von denen zur Beurtheilung von Erscheinungen namentlich von Bedeutung sein kann, ob nur die Bedingungen für die Aktionsfähigkeit der Pflanze durch äussere Verhältnisse geschaffen wurden oder ob der Eingriff dieser die Veranlassung zu einem etwa in bestimmter Gestaltung sich aussprechenden Vorgang wurde. wie das für Heliotropismus, Geotropismus und für viele andere Fälle zutrifft. Es ist indess nicht Absicht, diese und andere aus verschiedenen Gesichtspunkten sich ergebenden Unterscheidungen weiter auszumalen. und so soll denn auch nicht durch Beispiele belegt werden. wie sowohl direkte oder unmittelbare als auch indirekte oder mittelbare Beeinflussungen in mannigfacher Weise in der Pflanze zur Geltung kommen.

Wurden bis dahin wesentlich einzelne Funktionen ins Auge gefasst, so gelten gleiche Normen doch ebenso für die Gesammtthätigkeit in jedem einzelnen Entwicklungszustand und somit auch für alles Geschehen im Verlaufe des ganzen Entwicklungsganges einer Pflanze. Denn der Entwicklungsgang ist eine Kette von Ursachen und Wirkungen, in welcher durch eigene Thätigkeit in der Pflanze veränderte Dispositionen und damit veränderte Thätigkeiten in stetiger Folge geschaffen werden. Ein solcher causaler Zusammenhang muss zwar nothwendig postulirt werden, doch vermögen wir nicht aus bestimmten inneren Dispositionen im Organismus den spezifischen Entwicklungsgang, die spezifische Gestaltung zu erklären, und es muss eben als eine gegebene Eigenschaft hingenommen werden, dass aus dem Samen einer Eiche stets nur diese bestimmte Pflanzenart erwächst, das Blatt einer Eiche sich ein für allemal anders als das Blatt einer Buche, die Wurzel einer Buche sich anders als die Frucht dieses Baumes gestaltet, dass allgemein die Abstammung über spezifische Qualität der Thätigkeit und der Gestaltung entscheidet. die Eigenschaften der Eltern sich in den Nachkommen wiederholen.

Die Gestaltung, welche eine Pflanze und jedes ihrer Glieder aus inneren Ursachen die auch historische oder ererbte Ursachen. Bildungstrieb oder Eigengestaltung genannt worden anstrebt. fällt unter ungleichen äusseren Verhältnissen nach Grösse und Form wohl etwas verschieden aus. ohne dass damit der wesentliche Charakter eines Gliedes vernichtet oder der eigentliche Kern erblich sich erhaltender Merkmale modificirt würde. Denn die als Folge einer bestimmten Combination äusserer Einwirkungen gesetzmässig sich ergebenden Abwei-

chungen kehren in den Nachkommen nicht wieder, wenn diese unter andern äussern Bedingungen heranwachsen. Es verhält sich hiermit im wesentlichen wie mit einem Krystall, welcher gleichfalls nach Maassgabe der äusseren Bedingungen sich schneller oder langsamer bildet, grösser oder kleiner ausfällt und auch gewisse besondere Gestaltungen annehmen kann, welche indess beim Umkrystallisiren unter andern Bedingungen nicht wiederkehren, weil der dem Körper innewohnende Complex spezifischer Eigenschaften ungeändert blieb.

So unveränderlich wie in einer stabilen chemischen Verbindung sind freilich die Eigenschaften einer Pflanze nicht, denn dieselben erfahren ja mit jedem folgenden Entwicklungsstadium gewisse Modifikationen, und ausserdem treten bekanntermaassen gelegentlich sich erblich erhaltende Variationen auf. Allerdings ist die Entstehung solcher Variationen öfters augenscheinlich durch äussere Lebensbedingungen veranlasst, doch gehen gerade nur solche abgeänderte Eigenschaften auf die Nachkommen über, welche unter gleichen äusseren Bedingungen nicht jedesmal und mit Sicherheit entstehen, sondern nur gelegentlich an einzelnen Individuen derselben Art und derselben Cultur auftreten und dabei der Qualität nach ganz verschieden ausfallen können. So muss denn die Veränderung innerer Disposition, damit die daraus sich ergebende Variation, an sich von äusseren Verhältnissen unabhängig sein, und die Begünstigung der Variation durch äussere Bedingungen in nur ganz indirektem und unbestimmtem Zusammenhang mit diesen stehen, etwa in der Erschütterung des herkömmlichen Entwicklungsganges durch veränderte Lebensbedingungen liegen [1]). Uebrigens sind ja auch nur die von äusseren Bedingungen unabhängigen Eigenschaften zu erblicher Erhaltung geeignet, indem eben sonst die Nachkommen unter veränderten äusseren Bedingungen andere vergängliche Eigenschaften annehmen.

Obige Bemerkungen bezwecken nur, das unbestimmte Verhältniss äusserer Einwirkungen zur erblichen Variation anzudeuten, während ein Eingehen auf dieses wichtige Thema ebensowenig in der Absicht dieses Buches liegen kann, wie eine Behandlung der schwierigen Frage über Entstehung der Arten. Die derzeit existirenden Pflanzenarten nahmen in verflossenen Zeiten ihren Ursprung, sind etwas historisch Gewordenes, und die mit der Art entstandenen spezifischen Qualitäten können mit Rücksicht auf ihre zeitliche Entstehung historische Eigenschaften genannt werden, während wir dieselben ererbte Eigenschaften deshalb nennen, weil sie den Nachkommen von ihren Eltern als Mitgift überliefert und so durch Generationen erhalten werden. Die historische Entstehung der ererbten Eigenschaften schliesst übrigens die Möglichkeit nicht aus, im Sinne der Descendenztheorie die im Laufe der Zeit allmählich entstandenen Qualitäten nach den Gesetzen der Causalität zu verstehen. Doch ein auch noch so weit zurückführender Stammbaum vermag das dunkle Räthsel des Lebens nicht zu lösen, denn auch dem einfachsten Organismus, jedem lebendigen Protoplasma kommen noch Eigenschaften zu, welche wir nicht aus Struktur und chemischer Zusammensetzung zu erklären vermögen.

---

1) Näheres hierüber in den bekannten Werken Darwin's und namentlich auch bei Nägeli in Sitzungsb. d. Bair. Akad. 15. Dec. 1865.

Während eine Zurückführung der spezifischen Gestaltung der Pflanze auf den Complex bedingender äusserer und innerer Ursachen sobald nicht erwartet werden kann, wird es dagegen ferneren Forschungen mehr und mehr gelingen, einzelne Funktionen wenigstens bis auf die näheren inneren Ursachen zurück zu verfolgen und aus diesen, sowie den von aussen kommenden Einwirkungen zu erklären. Zu den innern Ursachen zählen aber auch solche, welche verschiedene Organe oder selbst verschiedene Zellen derselben Pflanze aufeinander ausüben, Wirkungen, welche zwar in der Pflanze ihren Ursprung haben, für den beeinflussten Theil jedoch von Aussen stammen und deshalb auch prinzipiell wie die auf die Aussenwelt sich zurückführenden Einwirkungen zu beurtheilen sind. Dabei können natürlich von lebenden Complexen Eingriffe besonderer Art ausgehen und damit Erfolge erzielt werden, wie sie nur dem Leben eigenthümlich sind.

Jedes einzelne Capitel der Physiologie vermag Belege für die wechselseitige Beeinflussung der Theile eines Pflanzenkörpers zu liefern, und so genüge es hier z. B. darauf hinzuweisen, dass die Wasseraufnahme durch die Wurzel von der Wasserverdampfung in oberirdischen Pflanzentheilen, die Richtung der Nährstoffwanderung durch den Consum bedingt ist, das Köpfen eines Fichtenstammes eine verstärkte geotropische Krümmung des in der Nähe der Wundstelle sich entwickelnden Astes zur Folge hat. Ferner werden durch Secrete, welche der Embryo ausscheidet, Stoffmetamorphosen in dem Endosperm mancher keimenden Samen verursacht, und vermuthlich spielen analoge Wirkungen der Zellen aufeinander in der Pflanze eine ausgedehntere Rolle.

Die Thätigkeit einer Zelle — und für einen jeden Zellcomplex gilt dasselbe — wird also nach Maassgabe ihrer ererbten Eigenschaften sowohl durch Eingriffe geregelt, welche von andern Theilen derselben Pflanze ausgehen, wie auch durch solche, welche in der Aussenwelt ihren Ursprung nehmen. Somit ändern sich denn mit der Zergliederung der Pflanze die Bedingungen in den isolirten Theilen, indem einmal die von abgetrennten Partien ausgehenden Einwirkungen aufhören, und unter Umständen noch dazu aus der Verletzung ein modificirter Eingriff äusserer Agentien entspringt. Diesen Folgerungen entspricht auch die Erfahrung. Schon in einigen der oben genannten Beispiele sind Belege zu finden, und um noch einige Beispiele zu nennen, erinnere ich daran, wie an Wurzelstücken Stammknospen entstehen, ruhende Knospen durch Abschneiden der tragenden Zweige zum Austreiben gebracht werden können und die im Gewebeverband durch Spannungsverhältnisse in ihrem Wachsthum eingeschränkte Zelle von neuem zu wachsen beginnt, wenn ihr zeitig genug durch Zerschneiden des Pflanzengliedes eine grössere Freiheit geboten wird. Zugleich aber lehren diese und andere Beispiele, dass mit der Schaffung neuer Bedingungen und deren Folgen sich weitgreifende Rückwirkungen geltend machen können. Denn der den Hauptstamm ersetzende Ast der Fichte ist mehr oder weniger entfernt von der Wundfläche und nach der austreibenden Knospe bewegen sich Nährstoffe, welche sonst in entfernt gelegenen Organen der Pflanze verbraucht oder abgelagert worden wären.

Wie in einem wohlgeordneten Staate der Einzelne dem Ganzen dienstbar und nützlich ist, mit dem Zusammensturz der bisherigen Ordnung aber der um seine Stelle gekommene Beamte gezwungen sein kann, seine Fähigkeiten zu

Arbeiten zu verwenden, die er zuvor nicht genöthigt und gewohnt war auszuführen, so ist auch im Zellenstaat der Pflanze die Thätigkeit der einzelnen Zelle (und ebenso eines Organes) in der oben bezeichneten Weise vom Ganzen abhängig, aus der hieraus entspringenden Abhängigkeit entrissen, vermag aber die Zelle potentiell in ihr ruhende Fähigkeiten zur Geltung zu bringen. Die so erweckten Fähigkeiten sind begreiflicherweise nicht immer ausreichend, um der einzelnen Zelle oder einem Zellcomplexe zu ermöglichen, sich unabhängig von dem Ganzen zu erhalten. Diese Autonomie der isolirten Zellen oder Gewebe muss aber stets bei Beurtheilung der an verletzten und isolirten Theilen sich ergebenden Erscheinungen beachtet werden, denn die wirklich ausgeführten Funktionen einer Zelle oder eines Zellcomplexes können andere im Dienste des Ganzen, als im isolirten Zustande sein.

Solche Wechselwirkungen der Theile untereinander haben aber eine sehr hohe Bedeutung, denn durch jene wird nicht nur das harmonische Zusammenwirken der einzelnen Vorgänge in der Pflanze regulirt, sondern auch die Thätigkeit in andere Bahnen gelenkt, wenn veränderte Bedingungen in irgend einer Weise für einen Theil des thätigen Ganzen geschaffen sind. Dabei antwortet die Pflanze auf Eingriffe im Allgemeinen — so weit es die inneren Anlagen gestatten — mit zweckentsprechendem Erfolge und unter abnormen, wie normalen Verhältnissen pflegt die Ursache eines Bedürfnisses auch die Ursache (Veranlassung) der Befriedigung des Bedürfnisses zu werden[1]. Dass gerade einer teleologischen Mechanik entsprechend die Pflanze reagirt und arbeitet, ist eine Eigenschaft, die wir so gut wie andere ererbte Qualitäten als gegeben hinnehmen müssen.

---

1) Vgl. Pflüger, Archiv für Physiologie 1877, Bd. XV p. 76.

Kapitel I.

Physikalische Eigenschaften und Molekularstruktur der organisirten Körper.

§ 1. Um die Lebensthätigkeit einer Zelle zu ermöglichen und zu unterhalten, muss diese mit Wasser in genügendem Maasse durchtränkt sein und gewisse Stoffe aus der Umgebung in ihr Inneres aufnehmen können. Dieser unerlässlichen Bedingung wird Genüge geleistet durch die Imbibitions- und Quellungsfähigkeit, welche der Zellhaut, den Stärkekörnern, dem Protoplasma, den Chlorophyllkörnern, den Krystalloiden, überhaupt den für den Aufbau des Organismus wesentlichsten festen und weichen Körpern zukommt. Die quellungsfähigen Körper — sie werden organisirte Körper genannt — besitzen das Vermögen, Wasser bis zu einem gewissen Grenzverhältniss zwischen ihre kleinsten Theile einzulagern und, indem diese hiermit auseinandergetrieben werden, ihr Volumen bis zu einem gewissen Grade zu vergrössern und umgekehrt mit Abgabe von Wasser zu verkleinern. Hierdurch sind sie denn auch von den unorganisirten Körpern unterschieden, welche Wasser entweder überhaupt nicht oder doch nur, wie poröse Thonplatten, in präexistirende Räume aufnehmen oder auch durch genügende Wassermengen in Lösung übergeführt werden.

Die Wassermenge, welche ein organisirter Körper aufzunehmen vermag, ist natürlich spezifisch verschieden und ausserdem von äusseren Verhältnissen abhängig. So gestattet die spezifische Organisation den Zellwänden der meisten Pflanzen nur eine weit begrenztere Wasseraufnahme als den gallertig aufquellenden Zellwänden von Nostocaceae, von Laminaria u. s. w., welche demgemäss mit dem Trocknen in hohem Grade zusammenschrumpfen. Ebenso ist es eine durch besondere Organisation bedingte Eigenschaft, dass Zellhäute nach 1 oder 2 Richtungen in bevorzugter Weise aufquellen oder durch Einlagerung von fremden Stoffen zwischen die kleinsten Theile, die Micellen einer Zellhaut die Quellungsfähigkeit modificirt wird. Solche Einlagerung trifft nicht selten zu, da die in der Pflanze vorkommenden organisirten Körper sehr gewöhnlich ein Gemenge von 2 oder einigen verschiedenen Substanzen zu sein scheinen.

Bezüglich äusserer Einflüsse soll hier nur darauf hingewiesen werden, dass z. B. in kalihaltigem Wasser die Quellung der Zellwände steigt, während dieselbe durch einen Zusatz von Kochsalzlösung oder von Alkohol vermindert wird und in absolutem Alkohol ganz unterbleibt. Anderseits werden Quittenschleim und arabisches Gummi durch Wasser in Lösung übergeführt, während diese Körper in entsprechend verdünntem Alkohol nur begrenzt aufquellen und hiernach organisirt sind. Es muss demgemäss stets mit Bezug auf das umgebende Medium entschieden werden, ob ein Körper organisirt ist oder

nicht, und da zur Beurtheilung der in der Pflanze vorkommenden Körper die in dieser gegebenen Bedingungen maassgebend sind, ist auch der innerhalb der lebendigen Zelle nur begrenzter Quellung fähige Protoplasmakörper ein organisirter Körper.[1])

Die Grenzen, innerhalb welcher ohne Nachtheil für die Molekularstruktur der Wassergehalt schwanken kann, sind spezifisch verschieden. Während manche Protoplasmakörper nach völligem Austrocknen wieder aufzuleben vermögen, gehen andere zu Grunde, wenn ihr Wassergehalt unter ein gewisses Minimum sinkt. In Zellhäuten, Stärkekörnern und Krystalloiden erfährt die Quellungsfähigkeit durch Austrocknen keine merkliche Veränderung, doch liegen Thatsachen vor, welche zeigen, dass wenigstens an der Molekularstruktur mancher Zellhäute das Austrocknen nicht ganz spurlos vorübergeht. Bekannt ist übrigens, dass durch Hitze, chemische Einflüsse und überhaupt mancherlei Eingriffe die Molekularstruktur organisirter Körper dauernd verändert werden kann. Es mag in dieser Hinsicht auf die Verkleisterung der Stärke und die Coagulation des Protoplasmas, sowie der Krystalloide hingewiesen sein.

Die anderweitigen physikalischen Eigenschaften ändern sich sowohl mit einer dauernden Zerstörung der Molekularstruktur, als auch mit dem Gehalte an Quellungswasser. Bekannt ist ja, dass Zellhaut und Protoplasma im imbibirten Zustand viel geschmeidiger sind als im trockenen Zustand, in welchem übrigens die Cohäsionskraft im allgemeinen erheblicher sein wird.

Die organisirten Körper haben im wasserdurchtränkten Zustand entweder einen wirklich festen Aggregatzustand oder sind sehr weich,[2]) wie manche gallertig aufgeqollenen Zellhäute und namentlich auch das Protoplasma. Dieser weiche Aggregatzustand wird am besten durch Leimgallerte versinnlicht, welche um so leichter eine Verschiebung der Micellen gestattet, je weniger Leimsubstanz in der Gallerte enthalten ist. Gestaltliche und anderweitige Aenderungen gehen aber in dem lebensthätigen Protoplasma ununterbrochen vor sich in Folge molekularer Umlagerungen und chemischer Prozesse, welche eine unerlässliche Bedingung für das Leben sind, die auch in Zellhäuten, Stärkekörnern und überhaupt in den organisirten Gebilden innere Veränderungen, sowie das Wachsen durch Intussusception vermitteln. Zu diesen und anderen Vorgängen ist Aufnahme gelöster Stoffe in das Innere der organisirten Körper, sowie Veränderung und Auseinanderdrängen der constituirenden Theilchen nöthig, so dass eine lebende Pflanze ohne Imbibitions- und Quellungsfähigkeit der den Organismus aufbauenden festen und weichen Körper undenkbar ist.

Hypothese über die Molekularstruktur.

§ 2. Die Eigenschaft der organisirten Körper, unter Aufquellen Wasser und gelöste Stoffe zwischen ihre kleinsten Theile einzulagern, ist eine unerlässliche Vorbedingung für den Stoffaustausch der Zelle, für Wachsen durch Intussusception und überhaupt manche Vorgänge, welche, in gleicher Weise wie die Quellungsfähigkeit selbst, in Betracht gezogen werden müssen, wenn es sich

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 153.

2) L. Pfaundler, Ueber das Wesen des weichen oder halbflüssigen Aggregatzustandes. Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. II. p. 249.

darum handelt, eine Vorstellung über die Molekularstruktur der organisirten Körper zu gewinnen. Eine auf unsere atomistische Anschauung gebaute Hypothese ist ebenso berechtigt und ebenso unentbehrlich wie jede andere chemische oder physikalische Hypothese über die Molekularstruktur der Körper. Es ist durchaus das Verdienst C. Nägeli's[1]), durch seine scharfsinnigen Untersuchungen nicht nur das Wesen und die Bedeutung der organisirten Körper richtig erkannt, sondern auch eine Hypothese über die Molekularstruktur derselben aufgestellt zu haben, welche den bis dahin bekannten Thatsachen Rechnung trägt.

Nach dieser Hypothese sind die organisirten Körper wie eine Mosaik aus kleinen, weit jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmung liegenden Theilchen, den Micellen, zusammengefügt, welche in einem trocknen Körper bis zum Berühren genähert sein können, durch eindringendes Wasser aber wie durch einen Keil auseinandergetrieben werden, indem zunächst zwischen Wasser und Micellen mächtigere Anziehungskräfte wirksam sind als zwischen den Micellen untereinander. So umkleidet sich jedes Micell mit einer Wasserhülle (eventuell mit einer wässrigen Lösung oder einer anderen Flüssigkeit), zu einer Lösung kommt es aber nicht, weil die Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung in einem schnelleren Verhältniss abnimmt als die Anziehungskraft der Micellen untereinander und so, nachdem die Wasserhüllen eine gewisse Mächtigkeit erlangten, ein Gleichgewichtszustand, die Grenze der Quellung, erreicht wird.

Die Micellen selbst sind winzige, zumeist polyedrische oder krystallinische Partikel, welche wie ein Krystall beim Zertrümmern in jedem Fragmente ihre Eigenschaften bewahren und solche auch durch Vergrösserung nicht einbüssen, übrigens aus Molekülen oder Molekularverbindungen oder vielleicht unter Umständen noch complexer aufgebaut sind. Da die Oberfläche der Micellen mit einer Wasserhülle umkleidet ist, so hat die mit einer Zertrümmerung verbundene Vergrösserung der micellaren Oberfläche die Entstehung einer relativ quellungsfähigen und wasserreichen Substanz zur Folge, während durch Vergrösserung der Micellen das Umgekehrte erzielt wird. Die einzelnen Micellen müssen, wenn sie auch qualitativ gleichartig sind, doch nicht in Grösse und Gestalt untereinander übereinstimmen und häufig haben sich stofflich verschiedene Micellen zum Aufbau eines organisirten Körpers vereinigt.



Fig. 1. Schematische Darstellung d. Micellarstruktur nach Nägeli u. Schwendener.

In vielen pflanzlichen Körpern, wie in Zellhaut, Stärkekörnern, Krystalloiden haben die Micellen eine krystallinische Gestalt und sind in der nämlichen Schicht gleichsinnig gerichtet. In den Krystalloiden sind also die Achsen der Micellen wie die Achsen der Moleküle eines gewöhnlichen Krystalles angeordnet, in der Zellhaut steht je eine Achse senkrecht auf der Hautfläche und im Stärkekorn zielt eine Achse nach dem Schichtencentrum des Kornes. In dem Protoplasmakörper sind die Micellen zu sehr verschiebbar, um, auch

1) Die Stärkekörner 1858, p. 332; über die krystallähnlichen Proteinkörper Sitzungsb. d. Bairischen Akad. 1862, II, p. 120. Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembran ebenda 1864, I, p. 283 und 1864, II, p. 114. Theorie d. Gährung 1879, p. 121.

wenn sie krystallinisch sein sollten, eine bestimmte Anordnung dauernd zu erhalten.

Während ein Krystalloid [1]) ein einziger Micellverband ist, dürften andere organisirte Körper aus einem Complex von Micellverbänden aufgebaut sein, und es ist z. B. nicht unwahrscheinlich, dass solches im Protoplasma zutrifft. Mit der Verkettung von Micellverbänden wird der Aufbau organisirter Körper noch weiter complicirt und diese Verbände werden wohl auch in gegebenen Fällen mikroskopisch wahrnehmbare Grösse erreichen.

Die Micellen sind also nähere Körperbestandtheile, welche als einheitliches System wirken und sich vermöge ihrer Anziehungskraft mit einer Wassersphäre umkleiden. Hierin liegt der Schwerpunkt von Nägeli's Hypothese, welcher auch dann nicht verrückt und verändert wird, wenn man mit der Zeit Veranlassung haben sollte, die Micellen selbst als in verschiedenster Weise componirte Körper anzusehen. Thatsächlich hat Nägeli in jüngerer Zeit [2]) auch aus Molekülverbindungen zusammengesetzte Micellen angenommen, während er bis dahin nur Moleküle als die unmittelbaren Bausteine der Zellen angesprochen hatte.

Die Bedeutung des Micells liegt eben nicht in seinem, in gegebenen Fällen verschiedenen Aufbau, sondern in seiner Existenz als räumliches und als einheitlich wirkendes System, und es ist eine aus verschiedenen Gesichtspunkten unternommene Eintheilung, wenn man Körperbestandtheile nach ihrer inneren Constitution oder nach ihrer Bedeutung als Theile des Ganzen classificirt. Dieses letztere Vorgehen verdient behufs Einsichtnahme in das Wesen organisirter Körper den Vorzug, während die moderne Chemie im Allgemeinen in erster Linie den inneren Aufbau in Betracht ziehen und demgemäss Atome, Moleküle und Molekularverbindungen (ich bezeichnete eine solche als Tagma [3])) und eventuell noch Complexe höherer Ordnung unterscheiden wird. Ein gegebenes Micell kann ein Tagma sein, während ein anderes einen tagmatischen Complex vorstellt, und theoretisch ist sogar die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sich die Moleküle selbst mit einer Wasserhülle umkleiden und dann den Micellen gleichwerthig werden. Im Allgemeinen dürfte übrigens das Micell eines organisirten Körpers zahlreiche und zumeist sehr zahlreiche Moleküle, sei es als nähere oder fernere Bausteine, umschliessen.

Zu dieser schärferen Fassung der Begriffe komme ich namentlich nach Nägeli's jüngsten Erörterungen, in welchen bestimmter der Unterschied zwischen einem Micell und einer Molekülverbindung hervortritt, nachdem auch durch eine Vereinigung von Tagmen entstehende Micellen angenommen wurden. Historisch sei hier bemerkt, dass Nägeli in früheren Arbeiten die Micellen als Moleküle bezeichnete, späterhin [4]) aber mit Rücksicht auf die allgemein angenommene andere Bedeutung dieses Wortes die Benennung »Micell« einführte. Eine Molekülverbindung nach festen Verhältnissen hat Nägeli [5]) in jüngerer Zeit Pleon genannt, eine Bezeichnung, welche demgemäss einen engern Sinn hat als das einfach mit Molekülverbindung synonyme Wort Tagma.

»Organisirt« nennen wir Körper bestimmter physikalischer Eigenschaften halber, gleichviel ob sie in einem lebendigen Organismus gebildet sind oder nicht, und ob sie organische oder anorganische Verbindungen vorstellen. So zählen denn auch zu den organisirten Körpern z. B das von R. Wagner und B. Tollens [6]) als Nebenprodukt erhaltene, in hohem Grade quellungsfähige Acrycolloïd, sowie die noch zu besprechenden Niederschlagsmembranen aus Ferrocyankupfer, Eisenoxydhydrat und anderen Körpern. Uebrigens gibt es auch micellare Lösungen. Es dürften überhaupt vielfach in Lösungen Molekülverbindungen oder

---

1) Zwar sind von Graham die leicht diosmirenden Körper, im Gegensatz zu Colloiden, »Krystalloide« genannt, und wenn dieses Wort in solchem Sinne vielfach im Gebrauch ist, so mag ich doch für die quellungsfähigen Krystalle keine neue Bezeichnung einführen.

2) Theorie der Gährung 1879, p. 123.

3) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 32.

4) Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 1877, II. Aufl. p. 424

5) Theorie der Gährung 1879, p. 122.

6) Annal. d. Chemie u. Pharmac., 1874, Bd. 171, p. 356.

noch höher zusammengesetzte Complexe bestehen, und durch die Annahme relativ grosser Tagmen suchte schon Graham manche Eigenschaften colloidaler Körper und ihrer Lösungen zu erklären[1]. Auch sprechen manche Gründe dafür, dass mehrfach in festen, nicht quellungsfähigen Körpern durch Vereinigung von Molekülen gebildete Systeme die näheren Bestandtheile ausmachen, und sehr wohl können diese in gegebenen Fällen Micellen sein, da das Eindringen von Wasser ja nur von specifischen Eigenschaften eines Körpers abhängt, und ein organisirter Körper nicht in jeder Flüssigkeit quellungsfähig ist.

Eine ausführliche Begründung der Hypothese über den unmittelbaren Aufbau der organisirten Körper kann hier nicht beabsichtigt werden, da solches heutzutage zu einem Eingehen auf die Gründe nöthigen würde, welche die moderne Chemie zur Annahme von Molekülverbindungen veranlasste. Ein so vorbereiteter Boden war freilich Nägeli nicht geboten, der, bevor Molekülverbindungen in der Chemie zur Geltung gekommen waren, in sehr scharfsinniger Weise zunächst aus den Quellungs- und Wachsthumserscheinungen der Stärkekörner den micellaren Aufbau ableitete. Die späterhin von Nägeli auch in Betracht gezogenen optischen Eigenschaften haben mehr Bedeutung für die Kenntniss der Gestaltung und Anordnung der Micellen als für Begründung der Micell-Hypothese.

Die concentrische Schichtung an Stärkekörnern, die Schichtung und Streifung an Zellhäuten, sowie die Schichtung an Proteinkrystalloiden ist, wie Nägeli erkannte, durch den Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Partien bedingt. Wenn nun aber die constituirenden Theilchen aus gleicher Substanz gebildet sind, so müssen in den wasserreichen Partien kleinere, in den wasserarmern Partien grössere Micellen vorliegen. Diese Schlussfolgerung ergibt sich, undurchdringliche Micellen vorausgesetzt, gleichviel ob man annimmt, die wasseranziehende Kraft hänge von der Masse oder nur von der Oberfläche der Micellen ab. Die Thatsache der begrenzten Wassereinlagerung fordert aber ohne weiteres, dass die von den Micellen auf Wasser ausgeübte Anziehung höheren Potenzen der Entfernung umgekehrt proportional ist, als die Anziehung der Micellen unter sich. Umgekehrt folgt aus dem ungleichen Wassergehalt der aus gleicher Substanz gebildeten Schichten, dass die kleinsten Theile an Grösse verschieden sind und demgemäss nicht die Moleküle selbst, sondern aus diesen componirte Aggregate sein müssen.

In obiger Argumentation liegen die Fundamente für Nägeli's Theorie, welche mit allen Thatsachen in Einklang steht, welche über das Wachsen durch Intussusception, über die Quellungserscheinungen, sowie über das Verhalten gegen polarisirtes Licht bekannt sind. So ist es leicht verständlich, warum wachsende Schichten wasserärmer werden, indem die Micellen sich vergrössern, oder wie eine Zersprengung der Stärkemicellen zur Folge hat, dass im Stärkekleister so sehr viel mehr Wasser gebunden wird. Die Uebertragung dieser Theorie auf das Protoplasma ist mit Rücksicht auf dessen begrenzte Quellungsfähigkeit, die micellar aufgebauten Krystalloide und die colloidale Eigenschaft der Eiweissstoffe gerechtfertigt und findet ausserdem eine Stütze in den später zu erörternden diosmotischen Eigenschaften der die Peripherie des Protoplasmas bildenden Zone.

1) Literaturangaben in Pfeffer, Osmot. Untersuchungen, 1877, p. 33. — Für feste Körper vgl. auch A. Knop, System der Anorganographie, 1876, p. XVI.

Ein Zusammenhalt der Micellen ist für die begrenzt quellungsfähige Substanz eine unerlässliche Bedingung und eine Neigung zu solcher Verkettung scheint, wie Nägeli[1]) annimmt, auch noch in Lösungen colloidaler Körper häufig die Existenz von Verbänden zu erzielen, welche aus einer grösseren oder kleineren Anzahl Micellen componirt sind. Durch eine kettenförmige Aneinanderreihung von Micellen und eine Vereinigung dieser Micellverbände zu einem Maschenwerk, in welchem Wasser eingeschlossen gehalten wird, dürfte es nach unserm Autor erreicht werden, dass mit wenig Substanz und viel Wasser, wie z. B. beim Leim, ein wenn auch weicher, so doch bis zu einem gewissen Grade consistenter Körper gebildet wird.

Warum eine Zertrümmerung der Micellen die Quellungsfähigkeit eines Körpers steigern muss, ist im näheren bei Nägeli[2]) nachzusehen. Uebrigens ist es ohne weiteres einleuchtend, dass mit Vermehrung der Oberfläche die wasserbindende Kraft steigen muss, sowohl wenn eine Flächenkraft wirksam ist, als auch dann, wenn die ja unter allen Umständen mit der Entfernung schnell abnehmende Anziehungskraft zum Wasser eine Funktion der Masse eines Micells ist. Beruht aber der ungleiche Wassergehalt in einem Körper nur auf dem Grössenunterschied der Micellen, so muss dieser unter Umständen sehr erheblich sein. So schwankt der Wassergehalt in den verschiedenen Schichten eines völlig gequollenen Stärkekornes oft zwischen 14 und 70 Procent, und hiernach würde ein Micell in den wasserarmen Schichten ein ungefähr 1000 mal so grosses Volumen einnehmen als in den wasserreichsten Partien. Noch weit ansehnlicher müsste der Unterschied ausfallen, wenn eine Zersprengung der Micellen die Ursache der vermehrten Wassereinlagerung wird, welche ein Stärkekorn beim Verkleistern auf das mehr als Hundertfache des bisherigen Volumens aufschwellen macht. (Nägeli l. c. p. 70.) Wir unterlassen hier auf die muthmassliche Grösse der intermicellaren Räume und der Micellen selbst einzugehen, da die auf Imbibition und Diosmose gelöster Körper, auf Molekularvolumen und andere theoretische Erwägung gebauten Schlüsse doch nur auf sehr hypothetischem Boden stehen.[3])

In die organisirten Gebilde müssen innerhalb der Pflanze unvermeidlich auch fremdartige Stoffe imbibirt werden, die theilweise durch Anziehungskräfte mehr oder weniger festgehalten oder auch als der Qualität nach verschiedene Micellen zwischen die bestehenden Micellen eingelagert werden. Es scheint sogar Regel, dass die organisirten Körper der Pflanze aus zwei oder drei ihrer chemischen Natur nach verschiedenen Arten von Micellen zusammengefügt sind[4]), ohne dass übrigens eine solche Composition zum Charakter der organisirten Substanz überhaupt gehört und z. B. in den aus einer Substanz künstlich dargestellten Krystalloiden[5]) und Niederschlagsmembranen nicht mehr zutrifft. Da aber solche künstlich erhaltenen organisirten Körper in allen wesentlichen Eigenschaften, auch den auf die Quellung bezüglichen, mit den in der Pflanze vorkommenden organisirten Körpern übereinstimmen, so muss die Wahrscheinlichkeit, dass in gegebenen Fällen die Unterschiede der Imbibitionsfähigkeit in Grössendifferenzen der Micellen gegeben sind, um so näher gelegt werden, obgleich es in jedem Einzelfalle eine Aufgabe sein wird, zu bestimmen, in wie weit auf den besagten Faktor oder auf andere Umstände die Ursache ungleicher Quellung fällt. Die Schichtung in Stärkekörnern und in Krystalloiden[6]), sowie in den aus Cellulose bestehenden Zellhäuten wird man im Allgemeinen geneigt sein, wenigstens zum Theil als eine Funktion ungleich grosser Micellen anzusprechen, obgleich auch hier die Kritik Ein-

---

1) Theorie der Gährung 1879, p. 102, 127.

2) Die Stärkekörner 1858, p. 333 und 345.

3) Vergl. Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 43; Nägeli Theorie der Gährung 1879, p. 148; Rühlmann, Beiblätter zu Annalen der Physik u. Chemie 1879, Bd. III, p. 58.

4) Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 1877, II. Aufl., p. 425.

5) Ueber Darstellung und Eigenschaften der Proteinkrystalloide vgl. Schmiedeberg Zeitschrift f. physiol. Chemie 1877, I, p. 205, und Schimper, Untersuch. über d. Proteinkrystalloide 1878. p. 60.

6) Vgl. Schimper l. c.

wände zu erheben vermag. Denn in den ungleich wasserreichen Schichten eines Stärkekornes bestehen auch chemische Unterschiede, welche man nicht genöthigt ist auf die Grösse der Micellen zu schieben. Bekanntlich ist der von Nägeli Granulose genannte Körper in den wasserreicheren Schichten in relativ grösserer Menge mit Cellulose vereint, als in den wasserärmeren Schichten, und ein demgemäss geschichtetes Celluloseskelet bleibt beim Behandeln der Stärkekorner mit Speichel oder mit etwas Salzsäure enthaltender Kochsalzlösung zurück[1].

Ausser durch Zertrümmerung und Vergrösserung der Micellen oder durch Einlagerung neuer gleichartiger oder ungleichartiger Micellen kann die Quellungsfähigkeit organisirter Körper durch verschiedene andere Ursachen verändert werden, deren nähere Bestimmung in einem concreten Falle freilich schwierig oder auch unmöglich sein wird. Im Allgemeinen dürften als solche Ursachen zu nennen sein: Aufnahme von gelösten Stoffen oder anderen Flüssigkeiten in intermicellare Räume, festere Bindung von Körpern an der Oberfläche der Micellen und Aenderungen in der Struktur der Micellen durch innere oder äussere Einflüsse. Eine Aenderung letzterer Art ist ja bei Uebergang organisirter Körper in chemisch differente Substanzen immer anzunehmen, und ein schönes Beispiel, wo solches ohne Vernichtung der micellaren Struktur geschieht, bietet die durch Einwirkung von Salpetersäure entstehende Schiessbaumwolle (ein Salpetersäureäther der Cellulose), ein Fall, der noch dadurch interessanter ist, dass eine Rückverwandlung in reine Cellulosehaut unschwer auszuführen ist. In diesem Falle darf wohl eine Umlagerung der Atome in den das Micell constituirenden Molekülen angenommen werden, und überall, wo wirkliche chemische Verbindungen nach festen stöchiometrischen Verhältnissen entstehen, wird wenigstens ein Eindringen des sich verbindenden Körpers in das Micell erwartet werden können. In anderen Fällen, wie bei Fixation von Farbstoffen, von Jod u. s. w., wird man eher geneigt sein, mit Nägeli[2] eine Bindung an der Oberfläche der Micellen anzunehmen. Allerdings wird auch schon eine solche Umhüllung, die gleichsam wie ein Panzer wirkt, die Quellungsfähigkeit modificiren können, wie das ja auch durch Aufnahme von ölartigen oder harzartigen Stoffen in intermicellare Räume geschieht.

Es wäre ein müssiges Unternehmen, hier noch weiter zu discutiren, in wie weit gewisse Stoffe innerhalb oder ausserhalb der Micellen in den organisirten Substanzen des Pflanzenkörpers vorkommen. Die Möglichkeit einer, ohne Vernichtung der Organisation ausführbaren Spaltung wird man übrigens, so gut wie für Schiessbaumwolle, auch anderweitig zugeben müssen, und wahrscheinlich spielen sogar dauernde Spaltungen von Micellen in dem lebensthätigen Protoplasma eine hervorragende Rolle. Auch dürften wohl manche der mit chemischen Mitteln den Zellhäuten entziehbaren Körper aus den Micellen selbst stammen, in denen sie in chemischer Verbindung festgehalten waren, und dieser Gedanke ist um so näher gelegt, als die Cellulose ja faktisch mit Alkalien und alkalischen Erden bestimmte Verbindungen eingeht.

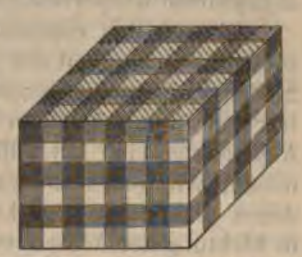
Falls Wasser in die Constitution der Micellen eintritt, ist dieses in anderer Weise gebunden und deshalb wohl zu unterscheiden von dem Wasser, welches als umhüllende Sphäre der Micelle durch die von diesem einheitlichen Ganzen ausgehende Anziehungskraft festgehalten wird und mit Nägeli Adhäsionswasser, im Gegensatz zu jenem Constitutionswasser, genannt werden kann[3]. Dieses Constitutionswasser, obgleich wohl im Allgemeinen fester gebunden, wird doch unter Umständen so gut mit dem Trocknen entweichen können, wie das Krystallwasser vieler Krystalle, und eine Regeneration des früheren Zustandes mit Zutritt von Wasser ist, wenn auch nicht in jedem Falle nothwendig, so doch als möglich zuzugeben. In intermicellare Räume wird Wasser bei jeder Quellung aufgenommen, und das Wesen dieser bleibt unverändert, wenn durch gleichzeitige Wasseraufnahme in die Micellen selbst eine Complication herbeigeführt wurde. Uebrigens muss es dahin gestellt bleiben, ob Micellen mit Constitutionswasser in den organisirten Körpern der Pflanzen vorkommen.

1) Näheres bei Sachsse, die Chemie u. Physiologie der Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 123.
2) C. Nägeli, Sitzungsber. d. Bair. Akad. 1862, Bd. 2, p. 280 u. Theorie d. Gährung [illegible] p. 127.
3) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877, p. 35. C. v. Nägeli, Theorie der Gährung, [illegible]

Ueber Vorkommen und Gestaltung der von ungleichem Wassergehalt abhängigen Schichtungen und Streifungen können hier nur Andeutungen gegeben werden [1]). Eine mehr oder weniger deutliche Schichtung findet man bekanntlich in Stärkekörnern, sowie vielfach auf den Durchschnitten namentlich dickerer Zellhäute, und ausserdem hat auch A. F. W. Schimper [2]) an einigen Proteinkrystalloiden eine Schichtung nachgewiesen. Diese, sowie auch die Streifungen, welche (bei Flächenaufsichten) nicht wenige Zellhäute bieten, sind entweder schon nach dem Einlegen in Wasser wahrzunehmen oder treten erst nach Behandlung der Objekte mit Kali, Schwefelsäure oder anderen Quellungsmitteln deutlich hervor. Ueberhaupt sind Schichtung und Streifung bei einem gewissen Quellungsgrade am deutlichsten, und somit können dieselben unter Umständen mit partieller Entziehung von Wasser am kenntlichsten werden [3]).

Vermöge der Schichtungen erscheinen bekanntlich Stärkekörner und Zellhäute aus concentrisch angeordneten Lamellen zusammengesetzt, während die Streifungen durch mit einander abwechselnde Lamellen ungleichen Wassergehaltes zu Stande kommen, welche im Allgemeinen auf der Aussenfläche und Innenfläche der Zellwand senkrecht stehen. Durchgehends findet man in der Zellhaut zwei sich durchschneidende Streifensysteme, nach deren Verlauf man 1) die gerade Streifung, 2) die schiefe Ringstreifung, 3) die Spiralstreifung unterscheiden kann, Typen, welche übrigens durch Uebergänge verknüpft werden. In den beiden ersten Typen sind die Lamellen Ringe, welche bei der geraden Streifung der Längsachse, resp. der Querachse der Zelle parallel laufen, bei der schiefen Ringstreifung gegen diese Achsen in irgend einem Winkel geneigt sind. Der Verlauf der Lamellen in der Spiralstreifung ist mit der Benennung gekennzeichnet, und sowohl in diesem Falle, wie bei schiefer Ringstreifung findet man sehr gewöhnlich eine schiefwinklige Durchschneidung der entgegengesetzt geneigten Streifensysteme.

Die Schichten und Streifen durchschneiden sich wie Blätterdurchgänge eines Krystalles unter rechten oder schiefen Winkeln, und so ist denn die Zellhaut aus Würfeln oder Parallelepipeden ungleicher Dichte componirt, welche übrigens nur geringe Grösse haben, da nach Nägeli die Breite eines Streifens oder einer Schicht zwischen 0,12 und 1,5 Mikmm. liegt. (Fig. 2.) Die grösste Zahl der Dichte nach verschiedener Areolen, nämlich 8, wird natürlich dann erreicht, wenn alle drei Lamellensysteme in ihrem Wassergehalte verschieden sind. Es ergibt sich übrigens ohne Weiteres, durch welche Combination die wasserreichsten, resp. die wasserärmsten Areolen gebildet werden.


Fig. 2. Schematische Darstellung sich rechtwinklig durchschneidender Lamellen. Die dichten Lamellen sind durch Schraffirung gekennzeichnet. (Nach Nägeli.)

Schichtungen, sowie Streifungen verschwinden oder werden wenigstens undeutlich, wenn durch Austrocknen oder Einlegen in wasserentziehende Mittel der Quellungsunterschied aufgehoben oder vermindert wird. Doch kann ein gänzliches Aufheben der Sichtbarkeit nicht immer erwartet werden, indem z. B. in der Zellhaut die sich durchkreuzenden dichteren Lamellen ein Gebälke vorstellen, welches den eingeschlossenen wasserreichsten Areolen nicht gestattet, sich in dem Maasse zu verkleinern, wie es vermöge des Wasserverlustes angestrebt wird. Wie hier durch Austrocknen, entstehen auch ebenso häufig durch Quellung Spannungen, welche in organisirten Körpern überhaupt sehr verbreitet sind. Von solchen Spannungen in den Stärkekörnern gibt auch die Zerreissung im Schichtencentrum Zeugniss, welche sehr häufig beim Eintrocknen sich einstellt. Zugleich lässt sich hieraus ableiten, dass die Substanz im Innern des Stärkekornes die überhaupt wasserreichste ist, und da auch bei den Proteinkrystalloiden die äusseren Partien wasserärmer sind, so scheint ein derartiges Verhältniss in den organisirten Körpern gewöhnlich obzuwalten [4]).

1) Näheres C. Nägeli, Die Stärkekörner, 1858, p. 51, und namentlich: Ueber den inneren Bau der vegetab. Zellenmembran in Sitzungsber. d. Bair. Akad., 1864, I, p. 282 u. 1864, II, p. 114. Ferner Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 433 u. 532. Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 197.

2) Untersuchungen über die Proteinkrystalloide der Pflanzen. 1878, p. 47.

3) Hofmeister l. c., p. 108.

4) Nägeli, Stärkekörner, p. 51, u. Ueber die Krystalloide der Paranuss, in Sitzungsber. d. Bair. Akad., 1862, II, p. 139.

Gestalt der Micellen.

§ 3. Die Quellungsgrösse, sowie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes ist in vielen organisirten Gebilden nach 2 oder nach 3 Dimensionen von ungleichem Werthe. Da nun aber im Allgemeinen alle physikalischen Eigenschaften nach den räumlichen Richtungen einen Unterschied bieten, sobald ein solcher für eine physikalische Eigenschaft besteht, so dürfen wir Derartiges auch in organisirten Körpern erwarten, und soweit Erfahrungen ein Urtheil gestatten, findet diese Voraussetzung Bestätigung. Doch wurden bisher Elastizität, Festigkeit, Fortpflanzung von Wärme, Elektrizität, Schall u. s. w. in organisirten Körpern nicht in dem Masse kritisch untersucht, wie die Quellungserscheinungen und das optische Verhalten, aus denen Nägeli hinsichtlich der Molekularstruktur weitere Schlussfolgerungen zu ziehen vermochte. Der Werth einer tiefern Einsicht in den Aufbau organisirter Gebilde wird aber um so höher steigen, je mehr der Physiologie es gelingt, Wachsthum und überhaupt Vorgänge im Organismus aus ihren Ursachen zu erklären und somit auch den Antheil zu bemessen, welcher auf die Eigenschaften der organisirten Körperbestandtheile fällt.

Die von den constituirenden Theilchen ausgehenden molekularen Kräfte, sowie die Dichtigkeit des Aethers, sind somit, wie die Erfahrung lehrt, nach 2 oder 3 Richtungen ungleich und auf Grund des micellaren Aufbaues und weiterer daran anknüpfender Erwägungen dürfen wir mit Nägeli den Micellen im Allgemeinen eine krystallinische oder polyedrische Gestalt zuschreiben. Doch müssen wir wohl beachten, dass auch bei Kugelgestalt der Micellen, sofern deren innere Struktur krystallinisch ist, Cohäsion und Dichte des Aethers in Richtung der Achsen verschieden ausfallen kann, so gut wie in einer aus Kalkspath gedrehten Kugel.

Der zu unserer Wahrnehmung gelangende Effekt ist die Resultante aus den Einzelwirkungen der Micellen, und wenn die homologen Achsen dieser gleich gerichtet sind, ist maximale Wirkung zu erwarten. Diese wird bei jeder anderen Orientirung abgeschwächt, und bei entsprechender unbestimmter Orientirung können Quellung und optische Wirkung allseitig gleich gefunden werden, wenn auch in den Micellen selbst die molekularen Kräfte und die Aetherdichte noch so ungleichen Werth in Richtung der Achsen haben.[1] Dieserhalb und weil ausserdem krystallinische Körper nicht unter allen Umständen ungleichwerthige Achsen haben, können wir die Unmöglichkeit krystallinischer Micellen nicht da behaupten, wo der Wahrnehmung zugängliche physikalische Eigenschaften einen Rückschluss nicht gestatten, dürfen aber auch nicht ohne weiteres die Micellen als nicht krystallinisch ansprechen. So müssen wir es dahin gestellt sein lassen, ob z. B. jugendliche Zellhäute, amorphe Proteinkörner und das Protoplasma krystallinische Micellen besitzen, und wenn solches auf Grund der Eigenschaften älterer Zellhäute und der Proteinkrystalloide wahrscheinlich dünken muss, so hat doch ein solcher Analogieschluss keine zwingende Nothwendigkeit.

---

1) Vgl. auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl. p. 333 u. 355.

Die Eigenschaften eines Körpers zeigen aber oft nicht ungetrübt die in den constituirenden Theilen selbst bestehenden Wirkungen an, weil jene unvermeidlich die Resultante sind aus den Eigenschaften, welche direkt aus dem Verbande der Micellen entspringen, und den Abweichungen, welche Spannungsverhältnisse zwischen den mit einander vereinigten Schichten erzielen. So wird ja u. a. ein in bestimmter Richtung gedehnter Körper nunmehr in dieser Richtung geringere Festigkeit zeigen, und die Wassereinlagerung muss durch solche Dehnung unterstützt werden. Thatsächlich bringen Quellung und Wachsthum in organisirten Körpern sehr gewöhnlich Schichtenspannungen hervor, doch führte die Erwägung aller Verhältnisse Nägeli zu dem oben schon mitgetheilten Schlusse, dass die in Richtung zweier oder dreier Achsen bestehenden Differenzen der Quellung und der optischen Eigenschaften, in gegebenen Fällen wenigstens, ganz wesentlich auf den unmittelbar von den Micellen ausgehenden Wirkungen beruhen, und diese als krystallinische oder wenigstens polyedrische Körper anzusehen sind.

Wo krystallinische Micellen nach den physikalischen Eigenschaften eines Körpers anzunehmen sind, dürften doch nach verschiedenen von Nägeli beobachteten Thatsachen die homologen Achsen nicht immer ganz gleichförmig gerichtet sein und auch zuweilen mit Quellung gewisse Verschiebungen erleiden. Eine regelmässige Anordnung der Micellachsen ist zunächst in den Krystalloiden zu erwarten, deren Krystallform vermuthlich mit derjenigen der Micellen übereinstimmt, und in denen die Achsen der Micellen parallel mit den Achsen des Krystalles sein dürften. In den concentrisch geschichteten Stärkekörnern steht eine Achse radial, während die beiden andern Achsen Tangenten des bezüglichen Flächenelementes der Schichtung sind. In Zellhäuten ist eine Achse senkrecht gegen die Hautfläche gerichtet, während die zwei übrigen Achsen mit der Fläche eines ausgebreiteten Zellhautstückes parallel verlaufen und im Allgemeinen wohl in ähnlichem Winkel wie die Streifungen gegeneinander geneigt sind.[1])

Die optischen Achsen des Elastizitätsellipsoides fallen nur da mit den geometrischen Achsen zusammen, wo diese sich rechtwinklig schneiden, also in manchen Zellhäuten, deren Streifungen senkrecht aufeinander stehen, und in den dem regulären System zugehörigen Krystalloiden. Abgesehen von diesen letzteren, welche Nägeli nicht untersuchte, fand unser Autor für die optisch wirksamen Elemente, analog wie in zweiachsigen Krystallen, drei verschiedene optische Achsen. Dabei steht gewöhnlich entweder die Achse grösster oder geringster Elastizität senkrecht zu den Schichtungen eines Stärkekornes oder einer Zellhaut, während die übrigen zwei Achsen, in gleichem Sinne wie die geometrischen Achsen, bezügliche Tangenten sind.[2])

Zur Annahme krystallinischer Micellen kam Nägeli zunächst auf Grund von Erwägungen über gewisse Quellungserscheinungen an Stärkekörnern, um später dann auch aus demVerhalten in polarisirtem Licht zu gleicher Schlussfolgerung zu gelangen.

---

1) Ueber die möglichen regelmässigen Anordnungsarten von Schwerpunkten der einen Körper constituirenden Theilchen vergl. die Arbeiten von L. Sohncke, Annalen d. Physik und Chem. 1867, Bd. 132, p. 75 und 1875, Ergänzungsband VII, p. 337. Eine kurze Skizze für Krystalle bei A. Knop, System d. Anorganographie 1876, p. 20.

2) Näheres hierüber u. Beispiele in Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl. p. 356.

Krystalloide. Mit gleichem Rechte, wie den constituirenden Theilchen von Krystallen krystallinische Struktur zugeschrieben wird, kommt solche auch den Krystalloiden zu, welche von jenen überhaupt nur durch ihre Quellungsfähigkeit abweichen und dieserhalb von Nägeli [1], welcher zuerst Licht in die physikalischen Eigenschaften der aus Proteinstoffen bestehenden Krystalloide brachte, mit besonderem Namen belegt wurden. Aus einer jüngeren Arbeit Schimper's [2] ergiebt sich aber in bestimmter Weise, dass für Dimensions- und Gestaltänderung der Krystalloide dieselben Gesetze gelten wie für Ausdehnung ächter Krystalle durch Wärme. [3] Demgemäss quellen denn auch die regulären Krystalloide des Samens von Ricinus communis nach allen Richtungen in gleichem Verhältniss, während in den einachsigen Krystalloiden des Samens von Musa Hilii, Bertholletia excelsa u. a. die Hauptachse die Achse des grössten oder des kleinsten Quellungscoefficienten ist. In diesem Falle ändern sich mit der Quellung an den zur Hauptachse geneigten Flächen die Lage, sowie die ebenen und körperlichen Winkel, während die zur Hauptachse senkrechten oder parallelen Flächen ihre Lage unverändert bewahren. Die Grösse der Winkeländerung hängt von der Ausgiebigkeit der Quellung ab und kann wie diese sehr erheblich sein. So fand u. a. Schimper (l. c. p. 39), als die Quellung durch verdünnte Salzsäure sehr gesteigert wurde, den ebenen Polkantenwinkel der Rhomboederfläche an Paranuss-Krystalloiden von $60^0 1/2$ auf $39^0 1/2$ zurückgegangen. Näheres über das Verhalten der Krystalloide und den Einfluss verschiedener Agentien auf die Quellung ist in den citirten Schriften zu finden.

Stärke. Nach Nägeli's Erwägungen dürfte die grösste Achse der krystallinischen oder wenigstens polyedrischen Micellen der Stärkekörner radial gestellt sein. Wenn dem so ist, so wird die als Funktion der Masse wirkende Anziehungskraft der Micellen diese, wie ausführlich bei Nägeli [4] demonstrirt ist, in Richtung der grossen Achse am meisten gegenseitig nähern, und somit vermag eine grössere Menge Imbibitionswasser in tangentialer als in radialer Richtung eingelagert zu werden. Entsprechend dem mit dem Austrocknen in tangentialer Richtung grösseren Wasserverlust entstehen beim Austrocknen sehr gewöhnlich radiale, die Schichten durchsetzende Risse.

Weiter schloss Nägeli [5] auf polyedrische Gestalt der Micellen aus dem Wassergehalt der dichtesten Stärkeschichten, welcher 14 Proc. und vielleicht zuweilen noch weniger beträgt, während gleichgrosse Kugeln bei günstigster Aneinanderlagerung 26 Proc. Hohlraum zwischen sich lassen würden. Da nun im trocknen, wie im imbibirten Stärkekorn zwischen den Micellen keine lufterfüllten Räume bestehen, so würden die Micellen keine Kugelgestalt besitzen können, wenn sie in ihrer Grösse übereinstimmen. Letzteres ist nun freilich nicht zu erweisen, und so kann diese Argumentation nur dazu dienen, die polyedrische Gestalt wahrscheinlich zu machen, wie auch aus der Rissbildung kein ganz zwingender Schluss abzuleiten ist, weil auf diese auch anderweitige Spannungs- und Cohäsionsverhältnisse Einfluss haben werden. [6] Uebrigens wurde die polyedrische Gestalt der Micellen von Nägeli auch noch aus Erwägungen über das Wachsthum der Stärke wahrscheinlich gemacht.

Zellhäute. An Zellhäuten haben die Spannungsverhältnisse zwischen den mit einander vereinigten Schichten einen erheblichen Einfluss auf das Resultat der Quellung, doch wurde von Nägeli auch für diese dargethan, dass vielfach die Molekularstruktur eine ungleiche Wassereinlagerung nach verschiedenen Richtungen bedingt. Indem ich auf die Arbeiten Nägeli's [7] verweise, beschränke ich mich auf einige kurze Angaben.

Bekanntlich verkürzen sich Hanfseile beim Befeuchten, und noch auffallender wird die Verkürzung der Bastzellen des Hanfes, des Leins, der Chinarinde, wenn die Quellung durch verdünnte Schwefelsäure gesteigert wird. Es rührt diese Verkürzung von einer Verdickung der Bastzellen her, wobei endlich das kaum quellungsfähige Cuticulahäutchen in Flocken oder Bänder zerrissen wird. Zugleich werden die Spiralstreifen absolut länger, ihre Windungen

---

1) Die Proteinkrystalloide der Paranuss, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1862, II, p. 120.
2) Unters. über die Proteinkrystalloide d. Pflanzen. Strassburg, 1878, 34 (Dissertation.)
3) Vergl. P. Groth, Physikalische Krystallographie, 1876, p. 133.
4) Die Stärkekörner, 1858, p. 56, 334, 353.
5) L. c. p. 352.
6) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop. II. Aufl. p. 429.
7) Sitzungsb. der Bair. Akad. 1864, II, p. 114.

aber weniger steil, indem jede einzelne Zellhautschicht kürzer und dicker wird. Die Volumzunahme der einzelnen concentrischen Lamellen ist ungefähr gleich gross oder nur wenig beträchtlicher bei den inneren. Dabei haben alle Lamellen das Bestreben, stärker in in die Dicke als in die Fläche aufzuquellen. Während aber bei den äusseren Lamellen die angestrebte Verdickung relativ sehr ansehnlich ist, vermindert sich der Gegensatz zwischen Dicken- und Flächenwachsthum um so mehr, je weiter nach innen eine Lamelle gelegen ist. Man sieht leicht ein, wie hier Spannungen entstehen, welche vielfach ein Zerreissen von Schichten herbeiführen, und ebenso ist einleuchtend, wie und warum Drehungen in den cylindrischen Bastzellen zu Stande kommen. Solche Drehungen und Windungen werden übrigens vielfach beim Aufquellen oder beim Schrumpfen cylindrischer Zellen, u. a. auch beim Aufquellen von Baumwollenfasern in Schwefelsäure beobachtet. Die Mechanik dieser Drehungen findet man bei Cramer[1], sowie bei Nägeli und Schwendener[2] behandelt.

Flächenstücke von Membranen zeigen übrigens nicht allzuselten eine erheblichere Einlagerung von Flüssigkeit in der Querrichtung als in der Längsrichtung der Zelle. So fand Nägeli[2] ausgebreitete kleine viereckige Membranstücke von Chamaedoris annulata sich mehr in transversaler Richtung ausdehnen, als dieselben nach dem Austrocknen mit Wasser befeuchtet wurden, und Hofmeister[3] erhielt entsprechende Resultate, als er geöffnete Zellen von Nitella mucronata, Cladophora fracta u. s. w. in Wasser und in wasserentziehender Zuckerlösung auf ihre Dimensionsänderung in Quer- und Längsrichtung prüfte. In solchen Fällen dürften also aus den bei Stärkekörnern angeführten Gründen die Durchmesser der Micellen in der Längsrichtung erheblicher als in transversaler, mit dem Lauf der Schichtungen zusammenfallender Richtung sein.

Polarisationserscheinungen. Das Verhalten pflanzlicher Zellhäute und anderer organisirter Gebilde im polarisirten Licht war zwar zum Theil schon länger bekannt, wurde aber erst von Nägeli kritisch gewürdigt und zu Schlussfolgerungen über die Molekularstruktur verwandt. Mit einem kurzen Hinweis auf die Resultate kann ich mich um so mehr begnügen, als eine ausführliche Darstellung von Nägeli und Schwendener[4] gegeben ist, und von diesen auch die Erscheinungen und Ursachen der Doppelbrechung behandelt sind, welche hier als bekannt vorausgesetzt werden müssen.

Die optische Wirkung in organisirten Körpern muss nach Nägeli von den einzelnen Micellen und ihrer Anordnung, nicht aber von Schichtenspannungen herrühren, weil auch winzige Fragmente von Zellhäuten in gleicher Weise wie vor der Abtrennung wirksam sind, und weit gehende Dehnungen und Beugungen an Zellhäuten die Doppelbrechung nicht merklich beeinflussen, während dieses an einem Glasfaden durch Druck oder Zug in sehr auffallender Weise geschieht. Schon die Dilatation eines Glasfadens um $^1/_{10}$ Procent genügt, um eine Interferenzfarbe merklich zu modificiren, während die imbibirte Membran einer Caulerpa keine optischen Aenderungen im polarisirten Lichte zeigte, als sie durch Biegen und Falten derartig auseinandergezogen und verkürzt wurde, dass die Differenz zwischen den erzielten Extremen einer Verlängerung von 42 Proc. oder einer Verkürzung von 30 Proc. gleichkam. Damit werden die Distanzen zwischen einzelnen Micellen mehr oder weniger erweitert oder verengert, und das Imbibitionswasser muss entsprechende Umlagerungen erfahren, z. B. theilweise aus der comprimirten concaven Seite einer gebogenen Zellhaut auf die ausgedehnte Convexseite überwandern, doch ändern sich die optischen Eigenschaften nicht, weil die Micellen selbst, die wie ein winziger Krystall wirken, unverändert bleiben und auch ihre relative Lage im wesentlichen bewahren. Um ein anschauliches Bild zu gewinnen, denke man sich eine Membran aus kleineren mit ihren homologen Achsen parallel gerichteten Krystallen hergestellt, welche durch elastische und stets isotrop bleibende Bänder verbunden wurden, so wird man auch diese ohne erhebliche

---

1) Pflanzenphysiol. Untersuchungen von Nägeli und Cramer, 1855, III, p. 28.

2) Mikroskop. II. Aufl. p. 408.

3) Pflanzenzelle, 1867, p. 224.

4) Mikroskop. II. Aufl. p. 299, — Nägeli's Arbeiten finden sich: Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1862, I, p. 290 und Beiträge zur wiss. Botanik 1863, Heft 3, p. 1. — Ueber Doppelbrechung in Proteinkrystalloiden vergl. die mehrfach citirten Arbeiten von Nägeli und Schimper.

Aenderung der doppeltbrechenden Eigenschaft biegen und strecken können, sofern die Achsen der Krystallchen ihre gegenseitige Orientirung bewahren.

Einen gewissen Einfluss wird freilich die Quellung auf die Doppelbrechung ausüben müssen, schon deshalb, weil die Anordnung der Micellen wohl öfters eine gewisse Verschiebung erleidet. In der That hat Nägeli constatirt, dass Membranen durch stärkere Quellung gewöhnlich in geringerem Grade doppeltbrechend werden, doch ist die Wirkung auf polarisirtes Licht in manchen Fällen am erheblichsten bei einem gewissen Quellungsgrade. An manchen trockenen Zellhäuten fand Hofmeister[1], an einzelnen trockenen Krystalloiden auch Schimper[2] die Doppelbrechung schwächer im trockenen als im imbibirten Zustand. Weil aber in Zellhäuten mit zunehmender Quellung die Schichtenspannung [illegible] steigt, während die Doppelbrechung öfters erheblich abnimmt, konnte Nägeli auch deshalb folgern, dass Spannungsverhältnisse in den Membranen die wesentliche Ursache der Doppelbrechung nicht sein können. Eine gewisse Wirkung werden ja freilich die Schichtenspannungen wohl haben, und die wirklich beobachtete Doppelbrechung wird unter Umständen zum Theil in den Micellen und ihren Anordnungen, zum Theil in Spannungsverhältnissen begründet sein. Nach Nägeli's Argumentationen kann aber die Doppelbrechung der organisirten Körper nicht allein aus Schichtenspannung hervorgehen, wie früher M. Schultze und neuerdings N. J. C. Müller[3] behauptete.

Die Annahme Hofmeister's[4]: »Die optische Wirkung werde beim Durchgang des Lichtes durch organisirte Körper in analoger Weise erzielt, wie beim Durchgang von Lichtstrahlen durch enge Spalten mit [illegible] Flächen«, kann hier nicht näher discutirt werden. Die [illegible] zwischen Krystallen und Krystalloiden kann übrigens keinen Zweifel [illegible] Ursachen in beiden Fällen lassen, und Hofmeister's Theorie [illegible] ihren eigentlichen Boden damit, dass auch nicht geschichtete organisirte Körper doppeltbrechend sind, und die angenommene Reflexion an den Flächen der Micellen [illegible] werden müsste.

Anderweitige physikalische Eigenschaften sind bis dahin nicht verwandt, um Schlüsse auf die Molecularstructur und die Gestalt der Micellen abzuleiten. Die Untersuchungen [illegible], welche über Fortpflanzung von Wärme, Elektricität, Schall, sowie über Ausdehnung durch Wärme, über Elasticität und Festigkeit vorliegen, sind zum guten Theil mit Gewebecomplexen, zumeist mit Hölzern angestellt und lehren deshalb die Eigenschaften eines einzelnen Zellwandstückes nicht mit Sicherheit kennen, da ja einmal nur eine Resultante gewonnen wurde, und vermöge der Gestaltung der Elementarorgane und ihrer Vereinigung [illegible] und transversale Richtung der Elemente und des Ganzen nicht immer gleichen Werth haben. Auch sind Hölzer öfters nur im getrockneten Zustand geprüft worden, und wenn solche auch imbibirt mit Wasser zur Untersuchung verwandt wurden, bleibt es noch [illegible], ob nicht die Molekularstruktur durch das Austrocknen eine Aenderung erfahren [illegible]. Unter solchen Umständen erlauben die vorliegenden Thatsachen zumeist kein sicheres Urtheil, [illegible] wie weit die verschiedenen physikalischen Eigenschaften miteinander [illegible].

[illegible] Hölzer ergeben sowohl für Aufquellen durch Wasser als für Ausdehnung durch Wärme parallel mit der Längsachse des Stammes kleinere Ausdehnungscoefficienten [illegible] Richtung des Radius eines Stammquerschnittes[5]). Immerhin wird hiernach nicht [illegible] unwahrscheinlich sein, dass die Ausdehnungsunterschiede in beiden Fällen wenigstens theilweise in der Molekularstruktur der Zellwände begründet sind, da ja ohnehin für die Wandung der Bastzellen, und auch mancher anderer verdickter Zellen, die Quellung in radialer Richtung, gegenüber der in longitudinaler Richtung, bevorzugt gefunden wurde.

Während die Ausdehnung im Holze erheblicher in transversaler Richtung ausfällt, wird [illegible] die Wärme, sowie auch Elektricität und Schall besser in longitudinaler Richtung

1) [illegible] 1867, p. 348.
2) [illegible] p. [illegible]
3) [illegible] Bd. I, Heft IV, 1875, p. 184.
4) [illegible] 1867, p. 331.
5) Die Literatur wird bei Behandlung der Spannungsverhältnisse in der Pflanze mitgetheilt.

fortgepflanzt und ebenso ist die Fortbewegung von Wasser in imbibirtem Holze[1] augenscheinlich in dieser Richtung begünstigt. Für die Fortpflanzung der Wärme ergeben sich, wie aus den im Kap. Wärmebildung mitzutheilenden Arbeiten hervorgeht, sowohl im feuchten, wie im trockenen Zustand grössere Coefficienten für die Längsrichtung, und Gleiches fand E. Villari[2] für die Fortpflanzung der Elektrizität, für welche übrigens trockenes Holz bekanntlich ein schlechter, feuchtes ein guter Leiter ist. Die Coefficienten fallen natürlich verschieden für trockenen und feuchten Zustand aus und sind für verschiedene Hölzer spezifisch different. Es gilt dieses ebenso für die Fortpflanzung des Schalles, welche nach Savart[3] gleichfalls in longitudinaler Richtung bevorzugt ist.

Die Wärme scheint übrigens auch in der Wandsubstanz der Bastzellen, nach Versuchen Wiesner's[4], besser in der Längsrichtung dieser Fasern als in der dazu senkrechten Tangentialrichtung fortgeleitet zu werden. Als nämlich Wiesner nach Senarmont's Methode verfuhr, d. h. Bastzellen der Linde und einiger anderer Pflanzen mit einer Wachsschicht überzog und die durch Einstechen einer heissen Nadel erzielte Schmelzung beobachtete, ergab sich, dass die geschmolzene Fläche eine Ellipse war, deren grosse Achse mit der Längsachse der Fasern zusammenfiel. Das Verhältniss dieser Achsen, und damit der bezüglichen Leitungsfähigkeit, wurde zwischen 4 : 3 bis zu 5 : 3 gefunden.

Die Dehnbarkeit der Zellhäute ist im imbibirten Zustand in den bei einer Reizbewegung sich verkürzenden Parenchymzellen der Cynareenstaubfäden nach meinen Beobachtungen[5] offenbar ansehnlicher in longitudinaler als in der hierzu senkrechten tangentialen Richtung, während nach den Beobachtungen von de Vries[6] in den Parenchymzellen der Wurzeln gerade das Umgekehrte zutrifft. Ausserdem fehlt es an Beobachtungen, welche einen Einblick in die Elastizitäts- und Festigkeitsverhältnisse nach verschiedenen Richtungen zu geben vermöchten.

Die Mechanik der Quellung.

§ 4. Damit ein Körper unter Volumzunahme eine begrenzte Menge Wasser (oder auch eine andere Flüssigkeit) aufnimmt, also quellungsfähig ist, muss nothwendig die Anziehungskraft zwischen Substanz und Wasser (B) in einem schnelleren Verhältniss abnehmen, also höheren Potenzen der Entfernung (D) umgekehrt proportional sein, als die Anziehungskraft zwischen den auseinander getriebenen Substanztheilchen (A). Für den Zustand des Gleichgewichtes, das Quellungsmaximum, hat man also $\frac{B}{D^{p+q}} = \frac{A}{D^p}$ als allgemeinsten Ausdruck[7], in dem Anziehungskraft und Exponenten natürlich unbestimmt sind und verwickelte Grössen sein können. Diese allgemeinen Bedingungen sind unabhängig von einer bestimmten Hypothese über Molekularstruktur und gelten, gleichviel ob das Wasser nur zwischen Micellen dringt oder die Moleküle eines Körpers auseinandertreibt oder auch Micellverbände sich constituirten, welche, als einheitliches Ganze wirkend, sich mit einer Wassersphäre umgeben. Im Folgenden wird übrigens die micellare Hypothese zu Grunde gelegt werden.

Wie und warum bis zur Berührung genäherte Kugeln durch eindringendes Wasser, sofern dieses nur mit genügender Kraft angezogen wird, gleichsam wie durch einen Keil, jedoch (unter obigen für die begrenzte Quellung unerläss-

---

1) Die Thatsachen sind im Kap. Wasserbewegung mitgetheilt.
2) Annal. d. Physik und Chemie 1868, Bd. 133, p. 418.
3) Annales d. Chim. et de Physique 1829, Bd. 40, p. 113.
4) Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1873, p. 292.
5) Pfeffer, Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 106.
6) Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. IX, p. 78 u. Botan. Zeitung 1879, p. 650.
7) Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 332.

lichen Voraussetzungen) nur bis zu einem gewissen Grad auseinandergetrieben werden, ist auch ohne nähere Entwicklung des mechanischen Problemes leicht einzusehen. Die in lebendige Kraft übergehende Spannkraft zwischen Wasser und Substanz entspricht einem mechanischen Aequivalente, welches nicht nur genügend ist, so gewaltige Arbeit zu leisten, wie sie zum Auseinandertreiben der unter Umständen sich mächtig anziehenden Micellen nöthig ist, sondern das ausserdem noch eine Erwärmung des aufgequollenen Körpers zu erzielen vermag. Die Wärmebildung durch den Anprall des Wassers gegen die Micellen und die Verdichtung des Wassers an der Oberfläche der Micellen ist eben ansehnlicher als die Wärmebindung in anderen mit der Quellung verbundenen Vorgängen.

In der Wassersphäre, welche eine Micelle umkleidet, ist (da ja die überhaupt nur auf sehr kleine Distanzen wirkende Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung sehr schnell abnimmt) in den concentrischen Wasserschichten die Verdichtung und die Beweglichkeit des Wassers sehr verschieden, und diese erreichen natürlich unmittelbar an der Oberfläche der Micelle ihren grössten, resp. geringsten Werth. Deshalb kann auch ein trockener organisirter Körper selbst aus feuchter Luft etwas Wasser condensiren und überhaupt solches noch unter Bedingungen aufnehmen, unter denen ein bis zu einem gewissen Grade gequollener Körper weitere Wassermengen nicht mehr einzulagern vermag. Es muss aber nicht nothwendig alles in einen quellenden Körper eindringende Wasser innerhalb der attraktiven Wirkungssphäre der Micellen liegen, denn so gut wie eine bis zum Verschwinden des Lumens collabirte Zelle mit Wasserzufuhr zu der frühern Form zurückzukehren und Wasser in den so entstehenden Binnenraum aufzunehmen vermag, werden auch mit dem Quellen, unter gegebenen Verhältnissen, Räume zwischen den Micellen entstehen können, welche z. Th. ausserhalb des Bereiches der Wirkungssphäre der von den Micellen ausgehenden Anziehungskraft liegen. Solches ist u. a. geradezu wahrscheinlich, wenn wir mit Nägeli die Eigenschaft mancher Körper, trotz sehr geringem Gehalt an fester Substanz immerhin consistente Gallerten zu bilden, dadurch erklären, dass zu Ketten vereinigte Micellen ein Maschenwerk als Gerüst bilden. Das ausserhalb des Bereiches der von der festen Substanz ausgehenden Molekularkräfte liegende, aber doch in capillaren Räumen festgehaltene Wasser kann man capillares Imbibitionswasser nennen, im Gegensatz zu dem molekularen Imbibitionswasser, worunter allgemein das durch Molekularkräfte festgehaltene Wasser verstanden sein mag [1]. Je nachdem letzteres in den Micellen selbst enthalten ist oder ausserhalb derselben sich befindet, wurde es von Nägeli [2] als Constitutionswasser, resp. Adhäsionswasser unterschieden. Uebrigens kann auch das in engen Capillaren befindliche Wasser immer noch mit sehr erheblicher Kraft in dem imbibirten Körper festgehalten werden.

Da in einem feinporösen unorganisirten Körper gleichfalls Adhäsionswasser und capillares Imbibitionswasser unterschieden werden muss, so liegt der Unterschied zwischen unorganisirten und organisirten Körpern nicht in der Art

---

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 39.
2) Theorie der Gährung 1879, p. 137.

und Weise, wie das Wasser festgehalten wird, sondern in dem ungleichen Verhalten beim Eindringen des Wassers. In den organisirten Körpern werden die constituirenden Theilchen von dem eindringenden Wasser auseinander getrieben, und die Wasser aufnehmenden Zwischenräume bleiben nur unter constanten Bedingungen unverändert, während in unorganisirten Körpern die Wasser aufnehmenden Räume präformirt sind und bei Wasseraufnahme und Wasserabgabe unverändert bleiben. Indem ich unter Imbibition sowohl das Eindringen von Wasser in organisirte, als auch in feinporöse unorganisirte Körper verstehe, nehme ich dieses Wort in dem umfassenden Sinne, wie es, abgesehen von einigen Botanikern, die es auf Quellungsimbibition beschränkten, wohl allgemein angewandt ist.

Während in trockenen unorganisirten Körpern nothwendig luftführende Räume vorhanden sein müssen, in welche unter Verdrängung der Luft das eindringende Wasser seinen Weg findet, gehen luftführende Räume den trockenen organisirten Körpern ab. Doch wenn auch zwischen Micellcomplexen der letzteren sich Luft einfinden sollte, so sind jene doch ebensowenig eine Bedingung für Imbibition, wie die durch Trocknen in Stärkekörnern sich bildenden Risse.

Sofern ein organisirter Körper in einer andern Flüssigkeit aufquillt, gilt im Princip Gleiches wie bei Imbibition von Wasser, doch ist die Quellungsgrösse nach Massgabe der attraktiven Wirkung zwischen Substanz und Flüssigkeit geregelt und nicht in allen Fällen reicht diese Anziehungskraft aus, um die Micellen überhaupt auseinanderzutreiben. So ist ja bekannt, wie trockene Zellhäute in Alkohol, Aether oder Schwefelkohlenstoff kein merkliches Aufquellen zeigen. Es ist auch leicht einzusehen, warum die Quellungsgrösse in wässrigen Lösungen anders ausfällt als in reinem Wasser, und warum Wasser und gelöster Körper in einem anderen Verhältniss imbibirt werden, als sie in Lösung geboten sind. Dringt ein gelöster Stoff überhaupt nicht ein — ein Fall, der für den Protoplasmakörper häufig zutrifft — so muss natürlich die Quellung geringer ausfallen als in reinem Wasser, da der Anziehungskraft zwischen diesem und den Micellen des organisirten Körpers die Attraktion zwischen dem gelösten Körper und dem Wasser entgegenwirkt. Gleiches gilt aber auch dann noch, wenn eine verdünntere Lösung imbibirt wird, wie das sehr häufig der Fall ist und in bekannter Weise durch Ausscheidung von Glaubersalzkrystallen demonstrirt werden kann, welche erfolgt, wenn trockene Thierblase in eine concentrirte Lösung des genannten Salzes gebracht wird [1]. Doch nicht immer wird Wasser in bevorzugter Weise imbibirt, wie u. a. die Aufspeicherung von Farbstoffen in Proteinkrystalloiden lehren kann, und bei Anwendung von Kautschouklamellen ist die begünstigte Imbibition von Alkohol eine bekannte Thatsache [2]. In allen diesen Fällen wird das Imbibitionswasser nicht eine Lösung gleicher, sondern mit der Entfernung von den Micellen veränderlicher Concentration sein, und bei überwiegender Verwandtschaft zum Wasser dürfte zunächst den Micellen eine weit verdünntere Lösung oder auch reines Wasser sich finden.

---

1) Einen andern Beweis lieferte Ludwig, Zeitschrift für rationelle Medicin von Henle und Pfeufer 1849, Bd. 8, p. 15. Vgl. auch Pfeffer, Osmotische Untersuchungen p. 40.

2) Ein anderes dahin gehöriges Beispiel vgl. Pfeffer, l. c. p. 58.

Mit diesem Hinweis auf die für Diosmose und damit zusammenhängende Vorgänge wichtigen Imbibitionsverhältnisse muss ich mich hier begnügen.

Eine Wärmebildung bei Imbibition von Wasser in organisirte und unorganisirte Körper wurde bereits durch Pouillet[1], als ein verbreitetes Phänomen festgestellt und weiterhin mehrfach bestätigt. Von den mit organisirten Körpern ausgeführten Versuchen nenne ich hier die Experimente mit Stärkemehl, welche Jungk[2] und Nägeli[3] ausführten, sowie Reinke's[4]) Versuche mit Erbsenmehl und den Thallomen von Laminaria. Ein bestimmtes Maass für die aus dem Zusammentreffen mit Wasser gewonnene lebendige Kraft kann die Erwärmung organisirter Körper, auch wenn ihre spezifische Wärme in Rechnung gezogen wird, schon deshalb nicht abgeben, weil die zum Auseinanderdrängen der Micellen nöthige Arbeit ein ansehnliches Wärmeäquivalent in Anspruch nimmt. Immerhin ist aus der trotzdem erheblichen Erwärmung zu entnehmen, welche gewaltigen Anziehungskräfte zwischen Wasser und festem Körper wirksam sind. Während sich nach Joule Wasser nur um 0,03° C. erwärmt, wenn es durch einen Druck von 34,3 Atmosphären zusammengepresst wird, fand Nägeli eine Erwärmung um 11,6° C., als 40 Gramm ganz trockenes Weizenstärkemehl mit 40 Gramm Wasser, beide von der Temperatur 22° C., zusammengerührt wurden. Verdichtung und damit Erwärmung sind aber für die ersten aufgenommenen Wassermengen weit ansehnlicher, als für die folgende Wasseraufnahme, und nach Nägeli's Beobachtungen bedingt die Aufnahme der ersten 10,5 Gramm Wasser schon eine Erwärmung um 8,9° C., während die Zufuhr der folgenden 29,5 Gramm Wasser das Thermometer nur um 2,7° C. steigen machte. Als ein weiteres Beispiel seien Reinke's[5]) Versuche mit getrocknetem Erbsenmehl erwähnt, welches bei Zufuhr von 80 Proc. Wasser, mit Berücksichtigung der spezifischen Wärme, eine Temperaturerhöhung erfuhr, entsprechend 1,354 Wärmeeinheiten oder einem Arbeitswerth von 0,57 Kilogrammmeter für 1 Gramm angewandter trockener Substanz. Auch die bekanntlich mächtig aufquellenden Thallome von Laminaria ergeben nach Reinke's Beobachtungen eine Wärmebildung bei Aufnahme von Quellungswasser, sofern die in der Laminaria enthaltenen, in Wasser löslichen Stoffe entfernt sind, deren negative Lösungswärme ausreichend ist, um eine Temperaturerniedrigung herbeizuführen, wenn unausgewaschene Laminaria zu den Quellungsversuchen verwandt wird.

Eine Verdichtung der imbibirten Flüssigkeit, welche nach der Erwärmung erwartet werden muss, wurde von Payer[6]) für Stärkekörner, von Reinke[7]) für aufquellende Thallome von Laminaria sacharina und Carraghen gefunden. Nach Reinke erleidet das Wasser, wenn Laminaria-Laub 230 Proc. Wasser imbibirt, eine Zusammendrückung um 0,2 Volumprocente, was einem mittleren Druck von ungefähr 45 Atmosphären entspricht. Bei den geringen Werthen, um die es sich hier dreht, und den mannigfachen Umständen, welche exakte Bestimmungen sehr schwierig machen, dürfen übrigens die bisherigen Befunde keinen Anspruch auf grosse Genauigkeit machen, und solches gilt auch für die Versuche Wilhelmy's[8]), welche eine Verdichtung adhärirender Flüssigkeit an der Oberfläche fester unorganisirter Körper nachweisen sollen.

Die gewaltige lebendige Kraft, welche durch Imbibition von Wasser in organisirte — übrigens auch, wie Jamin's[9]) Experimente zeigen, in unorganisirte — Körper gewonnen wird, dient, wie schon bemerkt, theilweise dazu, beim Auseinanderdrängen der Micellen innere Arbeit und bei Ueberwindung von Widerständen, die einer Ausdehnung des quellenden Körpers entgegentreten, äussere Arbeit zu leisten. Welche mächtige Druckwirkun-

1) Annales d. chimie et d. physique 1822, Bd. 20, p. 160.

2) Annal. der Chemie und Physik 1865, Bd. 125, p. 129.

3) Theorie der Gährung 1879, p. 133.

4) Unters. ü. d. Quellung in Bot. Abhandlg. von Hanstein Bd. IV, Heft 1, 1879, p. 70.

5) L. c. p. 77.

6) Vgl. die Kritik dieser Versuche bei Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 53.

7) L. c. p. 61 u. 132.

8) Annalen der Physik und Chemie 1864, Bd. 122, p. 12. — Nach Röntgen (dieselben Annalen 1878, N. F. Bd. 3, p. 321) und nach Schleiermacher (Ebenda 1879, Bd. 8, p. 52) sind die von Wilhelmy gewonnenen Resultate von zweifelhaftem Werthe.

9) Compt. rendus 1860, Bd. 50, p. 311.

gen aufquellende Körper erzeugen, können die durch quellendes Holz erzielten Effekte veranschaulichen. Die Druckkräfte, welche nöthig sind, um Volumzunahme eines organisirten Körpers bei Wasserzufuhr zu verhindern, können wenigstens ein Maass für die Kraft geben, mit der die Micellen eines quellenden Körpers auseinandergetrieben werden, und es ist nach dem über die Bindung des Wassers Gesagten klar, dass diese Kraft um so ansehnlicher ist, je trockener der organisirte Körper zur Verwendung kommt. Voraussichtlich würde öfters ein äusserer Druck von einigen hundert Atmosphären erforderlich sein, um bei Wasserzufuhr die Volumzunahme eines trockenen organisirten Körpers gänzlich zu verhindern; für Laminaria fand Reinke[1]) entgegen einem Drucke von 40 Atmosphären eine immerhin noch erhebliche Quellung. Dem entsprechend kann aufgenommenes Quellungswasser überhaupt nur durch hohe Druckkraft ausgepresst werden, und um so höherer Druck muss angewandt werden, je weniger der organisirte Körper mit Wasser gesättigt ist. Um aus völlig gequollenem Laub von Laminaria etwas Wasser auszupressen, fand Reinke[2]) schon einen geringen Druck genügend, während bei 170 Proc. Wassergehalt ein Druck von 16 Atmosphären, bei 93 Proc. Wassergehalt bereits ein Druck von 200 Atmosphären nothwendig war.

Innerhalb der Pflanze sind Zellhäute, Protoplasma und andre organisirte Körper oft nicht unerheblichen Zug- und Druckspannungen ausgesetzt, welche natürlich allgemein einen gewissen Einfluss auf den Quellungszustand haben müssen. Dieser Einfluss ist sehr gewöhnlich nicht ansehnlich genug, um durch Volumänderungen bemerklich zu werden, doch quellen in manchen Algenfäden die inneren Schichten der Zellhaut gallertartig auf, wenn der von Protoplasma gegen sie ausgeübte Druck aufgehoben wird[3]), und auch am Protoplasmakörper selbst lassen sich Volumänderungen als Folge von aussen wirkender Druckkräfte nachweisen.

Aenderung physikalischer Eigenschaften durch Quellung.

§ 5. Organisirte Körper weichen bekanntlich im getrockneten und imbibirten Zustand in ihren physikalischen Eigenschaften wesentlich von einander ab. Während gequollene Zellhäute geschmeidig sind, und das vom Wasser durchdrungene Protoplasma einen weichen Aggregatzustand besitzt, werden beide mit dem Verlust des Quellungswassers spröde und brüchig. Mehr oder weniger werden aber alle physikalischen Eigenschaften, wie Dehnbarkeit, Elastizität, Festigkeit, Leitungsfähigkeit für Wärme und Elektrizität u. s. w. mit der Aufnahme von Wasser in trockene organisirte Körper modificirt, und dies um so mehr, je weiter die Quellung fortschreitet. Ein gewisser Wassergehalt aber ist unerlässlich für die Thätigkeit im Organismus, und das Ausmaass der Gesammtthätigkeit in diesem, sowie der Verlauf einzelner Vorgänge sind von dem Wassergehalt und somit von den mit dem Quellungszustand veränderlichen physikalischen Eigenschaften organisirter Körper stets beeinflusst.

Aus den Eigenschaften gallertartig aufquellender Membranen von Nostocaceen, von Laminaria u. a. und des Protoplasmakörpers von Aethalium kann man unmittelbar entnehmen, wie mit dem Aufquellen die Dehnbarkeit zunimmt, während der Elastizitätsmodulus, sowie Zug- und Druckfestigkeit sich verringern. Soweit Untersuchungen einen Ueberblick gestatten, ändern sich in analogem Sinne mit der Wasseraufnahme die bezüglichen Eigenschaften der

---

1) L. c. p. 49 u. 58.

2) L. c. p. 54. — Versuche in dieser Richtung wurden auch von Liebig (Unters. über Ursachen der Saftbewegung im thierischen Organismus 1848, p. 5) und von Ludwig (Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen 1858, Bd. 1, p. 72) angestellt.

3) Pfeffer, Osmotische Unters. 1877, p. 217.

...rganisirten K... l
...durch einen zer...
...gedrungene Wasser d...
...um ...sein. Th...
...wurde. Das zw...
...äusseren Druck
...gegenseitige Ve...
...Gallertbal... d...
...zerbr...
...gebogen, ...
...aufgewickel...
...ein
...greife
...Co...
...Verhalt...
...ertragens
...astisc...

Wasser aufnehmen, wie beim Eintauchen in dieses. Uebrigens ist in den harten und weichen Schichten der Stärkekörner, der Zellhäute u. s. w., wie schon früher mitgetheilt wurde, der Wassergehalt öfters sehr verschieden.

Die Quellung der Samen und die damit zusammenhängenden Erscheinungen können in diesem Abschnitt nicht berücksichtigt werden, da es sich dabei um ein Zusammenwirken von Imbibition organisirter und osmotischer Wirkungen löslicher Körper handelt. Die zahlreichen Untersuchungen, welche seit Hales über die Quellung der Samen angestellt sind, bieten übrigens nichts, was den Gesichtskreis über das Wesen der Quellung organisirter Körper erweitern könnte[1]). Mit welcher ungeheuren Kraft auch Samen Wasser einsaugen, wird durch die Sprengung von Schädeln mit Hülfe quellender Samen demonstrirt und ebenso durch Versuche von Hales, in denen die in einem eisernen Topf quellenden Erbsen den mit 184 Pfund beschwerten Deckel zu heben vermochten.

Zerstörung der Molekularstruktur.

§ 6. Gang und Maass der Quellung hängen sowohl von spezifischen Eigenschaften, als auch von äusseren Verhältnissen ab, variiren also mit diesen, wie auch mit den Aenderungen, welche ein organisirter Körper durch die Thätigkeit der lebendigen Pflanze oder irgend welche Eingriffe erfährt. Bekanntlich ändern sich im Entwicklungsgang der Pflanze vielfach die Eigenschaften der Zellhäute, und eine Verholzung, Verkorkung oder Cuticularisirung influirt auch in mehr oder weniger hohem Grade auf die Quellungsfähigkeit. Es kann ferner die begrenzte Wasseraufnahme und damit die Organisation ganz aufgehoben werden, indem ein löslicher Körper entsteht, und Bildung löslicher Körper aus Zellhaut, aus Stärkekörnern u. s. w. kommt in der lebensthätigen Pflanze ja häufig vor. Entsprechend dem, was in der Pflanze geschieht, vermögen auch äussere Eingriffe die Organisation ganz zu zerstören, oder bleibende Modifikationen zu erzielen, oder auch den Quellungszustand in rückgängig zu machender Weise zu beeinflussen. Die Bildung löslicher Kohlehydrate aus Stärke oder Cellulose in Folge der Einwirkung verdünnter Säure sind bekannte Beispiele für die gänzliche Aufhebung der Organisation. Bei Verkleisterung der Stärke und bei Coagulation von Eiweissstoffen durch Erwärmung werden dauernde Aenderungen herbeigeführt, und in rückgängig zu machender Weise kann der Quellungszustand vielfach durch wasserentziehende Mittel, so durch partielles Austrocknen, durch Salzlösungen, durch Druck beeinflusst werden.

Eine gewisse Schwankung des Wassergehalts ertragen alle organisirten Körper ohne Nachtheil, doch führt eine zu weit gehende Entziehung des Quellungswassers häufig eine dauernde Veränderung der Molekularstruktur herbei. Solches trifft u. a. zu für das Protoplasma derjenigen Pflanzen, welche durch Austrocknen getödtet werden, während in den Objekten, welche, wie die Samen und viele Flechten, nach gänzlichem Austrocknen noch lebensfähig sind, die Molekularstruktur des Protoplasmas irreparable Veränderungen nicht erfahren haben kann. Natürlich musste in einem getödteten Organismus nicht die Molekularstruktur aller organisirten Körper gelitten haben und Stärkekörner, wie auch Zellhäute, werden durch Austrocknen nicht oder wenigstens nicht

---

1) Hales, Statik der Gewächse. Deutsche Uebersetzung 1748, p. 59. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 277. Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 445. N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1877, p. 117. Nobbe, Samenkunde 1876, p. 100. Detmer, Journ. f. Landwirthschaft 1879, Bd. 27, p. 361. Reinke, Unters. über Quellung 1879.

nicht
ist ja
geren
Miceli
der z
scher
varia
schie
Thali
chen
nach
wer
Cau
und
ver
nac
bei
Na
be
we

durch Vereinigung von Micellen zu Micellverbänden, oder auch schon durch ungleiche Grösse der Micellen, Körper von abweichenden chemischen Eigenschaften ihren Ursprung nehmen [1]).

Struktur des Protoplasmas.

§ 7. Der Protoplasmakörper wurde zwar im vorigen vielfach berücksichtigt, doch bedarf es hier noch eines Eingehens auf einige spezielle und physiologisch bedeutungsvolle Eigenheiten dieses organisirten Körpers. Mag der Protoplasmakörper als Primordialzelle frei leben, oder in der selbstgebauten Zellhaut wie eine Schnecke in ihrem Hause eingeschlossen sein, mag er kleinere oder grössere Vacuolen (Zellsaft) umschliessen oder nicht, stets ist dieser Elementarorganismus, wie ein jedes lebende Wesen, nicht eine homogene Masse, sondern ein gegliederter Körper, dessen Theile in Struktur und funktionellem Werth nicht übereinstimmen. Wie Veränderungen in einem lebensthätigen Organismus sich stetig abspielen, herrscht auch im Protoplasma, dem lebendigen Leibe der Zelle, niemals Ruhe, und so lange die Pulse des Lebens schlagen, kommt auch die unablässige Thätigkeit durch Gestaltung, Bewegung, Stoffmetamorphosen u. s. w. zu mehr oder weniger auffälligem Ausdrucke.

Durch die Thätigkeit des Protoplasmas entstehen und vergehen Körper, die, wie Stärkekörner, Oeltropfen, Krystalle von Calciumoxalat und in Lösung vorhandene Zuckerarten, nicht integrirende Bausteine des Protoplasmaleibes, sondern Nährstoffe und Stoffwechselprodukte sind, welche sich in diesem Organismus, wie in jedem lebendigen Organismus finden und hier, mit Rücksicht auf den Ort ihres Vorkommens, als Metaplasma [2]) bezeichnet werden können. Dagegen sind Zellkern, Chlorophyllkörner und andere Farbstoffkörper Glieder des Protoplasmakörpers, welche durch Differenzirung aus dem Protoplasma ihren Ursprung nehmen und deren Masse unter Umständen wieder zwischen die Micellen des Protoplasmas vertheilt werden kann. Sollten auch diese Glieder fehlen, so ist dennoch der Protoplasmakörper schon deshalb nicht homogen, weil zum mindesten stets die peripherischen Theile des Protoplasmas, welche dieses gegen Zellhaut, gegen Zellsaft, gegen umspülende Flüssigkeit abgrenzen, eine von dem umschlossenen Protoplasma abweichende, in physiologischer Hinsicht bedeutungsvolle Struktur besitzen.

An manchen Protoplasmakörpern, wie an denen der Myxomyceten, der Internodien von Nitella, der Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae, vermag die mikroskopische Beobachtung einen inneren trüben und mehr oder weniger körnigen Theil zu unterscheiden, welcher nach der Peripherie allmählich in eine durchscheinende und augenscheinlich dichtere Schicht übergeht. Diese letztere wird Hautschicht, Hautplasma oder Hyaloplasma (Pfeffer) [3]), jene Körnerplasma (Strasburger) [4]) oder Polioplasma (Nägeli) [5]) genannt. Aber auch da, wo optische Wahrnehmung eine sichere Entscheidung nicht mehr erlaubt.

---

1) Vgl. Nägeli, Sitzungsb. der Bairischen Akademie 1863, Bd. 2, p. 134; Gährung 1879, p. 102.

2) Hanstein, Bot. Ztg., 1868 p. 710.

3) Osmot. Unters. 1877, p. 123.

4) Zellbildung und Zelltheilung 1876, II. Aufl. p. 286.

5) Theorie d. Gährung 1879, p. 154.

vermögen physikalische, insbesondere diosmotische Eigenschaften einen Unterschied in der Struktur der peripherischen Umgrenzung nachzuweisen, welche als sehr dünne, aber wie eine Membran diosmotisch wirkende Hülle das Protoplasma gegen Zellsaft, wie gegen Zellhaut hin umkleidet. Diese Schicht, die Plasmamembran (auch Hyaloplasmahäutchen oder Plasmahäutchen könnte sie heissen), ist da mit dem Hyaloplasma identisch, wo dieses auf eine für mikroskopische Betrachtung nicht mehr deutlich abgegrenzte Mächtigkeit zurückgeht, doch dürfte bei mächtigerem Hyaloplasma nur dessen peripherische Zone die entscheidenden physikalischen Eigenschaften besitzen, und dieserhalb zog ich es vor, die für diosmotischen Austausch maassgebende Schicht mit eigenem Namen zu belegen.[1])

Das trübe Aussehen des Polioplasmas rührt nach Nägeli (l. c.), dessen Ansicht ich beistimme, von winzigen Vacuolen her, denen sich körnig erscheinende Stoffe, etwa Oeltröpfchen, ausgeschiedene Plasmakörnchen oder andere Körper, beigesellen können. Durch Bildung solcher Vacuolen, und eventuell von Körnchen, kann aus Hyaloplasma Polioplasma entstehen und umgekehrt wird aus diesem Hyaloplasma, wenn Vacuolen und Körnchen verschwinden. Thatsächlich kommen beiderlei Verwandlungen vor, wie namentlich an den Plasmodiensträngen von Aethalium septicum und anderen Myxomyceten gut zu verfolgen ist, bei denen das Hyaloplasma bald eine mächtige, bald eine verschwindend dünne Schicht ist, und mitten in einem ganz aus Hyaloplasma bestehenden dünneren Strange Polioplasma sich unter den Augen des Beobachters ausbilden kann. In Folge dieser Veränderlichkeit und Verwandlung sind Polioplasma und Hyaloplasma nur unbestimmt gegeneinander abgegrenzt, und Gleiches darf man der Entstehung nach für die Plasmamembran vermuthen, welche ja einer stark reducirten Hyaloplasmaschicht entspricht, obgleich hier das Mikroskop, so wenig wie über Existenz der Plasmamembran, direkte Auskunft zu geben vermag.

Das Hyaloplasmahäutchen entsteht stets, wenn Protoplasma mit Wasser oder wässrigen Lösungen in Kontakt kommt (vielleicht auch bei Berührung mit anderen Medien), und dieserhalb ist der lebendige Protoplasmakörper gegen Zellsaft, wie gegen Zellhaut, resp. umspülendes Wasser, immer durch Plasmamembran abgegrenzt, in diese wie in einen Sack eingehüllt. Diese allseitige Umkleidung ist aber keine starre Hülle, setzt vielmehr der Gestaltung des Protoplasmas wohl kaum höheren Widerstand entgegen, folgt, immer continuirlich bleibend, allen Aussackungen und Einbuchtungen, überhaupt allen Formänderungen des Protoplasmakörpers. Nicht etwa weil die Plasmamembran an sich wie ein Schleim dehnbar ist, sondern weil sie, wie eine Niederschlagsmembran, welcher die Bedingungen für Bildung und Wachsthum geboten sind, durch Intussusception wächst, kommt dem Hyaloplasmahäutchen diese wichtige bildsame Eigenschaft zu, und wenn auch einmal, etwa durch Zerschneiden einer Protoplasmamasse, die Continuität unterbrochen wurde, so wird diese doch sogleich durch Neubildung von Plasmamembran an der Schnittfläche wieder hergestellt. Wie aber das Verschmelzen zweier getrennter Protoplasmakörper lehrt, werden die constituirenden Theilchen der Plasmamembran wieder in

---

1) Pfeffer, l. c. p. 123.

dem Protoplasma vertheilt — es mag der Kürze halber von Lösung gesprochen werden — wenn das Hyaloplasmahäutchen in das Innere eines Protoplasmakörpers gelangt. An der Oberfläche des Protoplasmas sind also zwei antagonistische Prozesse thätig, indem der Contact mit dem Aussenmedium die Ausscheidung von Plasmamembran anstrebt, auf Lösung dieser aber das innen angrenzende Protoplasma hinarbeitet. Diesen Gegenwirkungen entsprechend, kann das Hyaloplasmahäutchen nur begrenzte Dicke erlangen und wird voraussichtlich gegen das Protoplasma nur unbestimmt abgegrenzt sein. Zugleich aber kann vermöge dieser Eigenschaften und der damit zusammenhängenden Verschiebbarkeit der Theilchen die Flächenausdehnung der Plasmamembran abnehmen, ohne dass Falten entstehen oder eine dauernde Verdickung erzielt wird.

Gleichviel ob die Plasmamembran durch Ausfällen eines gelösten Körpers oder durch festere Aggregation schon im Protoplasma ungelöst vorhandener Micellen entsteht, oder ob, was wahrscheinlich ist, beides zusammenwirkt, immerhin können wir das Protoplasma als eine Niederschlagsmembran bezeichnen und künstlich herstellbare Niederschlagsmembranen vermögen Bildung und Eigenschaften der Plasmamembran thatsächlich zu veranschaulichen. Wie Niederschlagsmembranen, so lange Bildungsmaterial gegeben ist, einer Dehnung folgen, indem sie durch Wachsen ihre Fläche vergrössern, mit Entfernung des Bildungsmateriales aber schon durch geringe Kraft zerrissen werden, so erhält sich auch die Plasmamembran, welche nur vermöge ihres Wachsens, nicht aber an sich, wie ein zäher Schleim dehnbar ist. Als Umgrenzung lebendigen Protoplasmas kann das Hyaloplasmahäutchen nur in dieser dehnbaren Eigenschaft uns entgegentreten, da mit Zerstörung des Bildungsmaterials das Protoplasma getödtet wird. Unter bestimmten Vorsichtsmassregeln lässt sich aber thatsächlich, z. B. durch sehr verdünnte Salzsäure, solche Tödtung herbeiführen, ohne dass in merklicher Weise die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran modificirt werden, welche aber nun bei leichtem Drucke zerreisst. [1])

In dem zuletzt beschriebenen Verhalten liegt aber zugleich ein Beweis für Existenz der Plasmamembran und für ihre Bedeutung, über diosmotischen Eintritt und Austritt von Stoffen zu entscheiden. Denn vor dem Einreissen der Plasmamembran finden gelöste Stoffe, so wenig wie in lebendes Protoplasma, keinen Eingang zu dem getödteten Protoplasma, in dem aber Farbstoffe aufgespeichert werden, wenn die zerrissene Plasmamembran Zutritt gestattet. Bei Anwendung von Zellen mit ziemlich mächtigem Wandprotoplasma konnte ich wiederholt beobachten, wie der Farbstoff im Protoplasma sich von einem Risse aus verbreitete, welcher durch leichte osmotische Druckänderung erzeugt war. Uebrigens liegt in dem Nichteinreissen, wie in näherem in meinen Osmotischen Untersuchungen (p. 137) ausgeführt ist, schon der Beweis, dass durch die nicht mehr wachsthumsfähige Plasmamembran die im Protoplasma und im Zellsaft enthaltenen Stoffe, so wenig wie zuvor, diosmiren. Auch gegenüber den geprüften Körpern, wie gegen Ammoniak, Jod, Quecksilbersublimat zeigten wachsthumsfähige und nicht wachsthumsfähige Plasmamembranen gleiches Verhalten.

---

1) Näheres Pfeffer, l. c. p. 135.

Die Thatsache, dass Farbstoffe schon in peripherische Schicht nicht eindringen, zeigt, dass schon diese Schicht diosmotisch bestimmend ist, und Stoffe, welche nachweislich, wie Ammoniak und Salzsäure, durch die Plasmamembran dringen, verbreiten sich auch schnell im ganzen Protoplasma. Eine solche Verbreitung wird da, wo das Protoplasma in strömender Bewegung ist, und wo selbst geformte Körpertheile durcheinander geworfen werden, auch unvermeidlich einen gelösten Körper treffen. Alle diese Argumente, welche in den osmotischen Druckverhältnissen innerhalb der Zelle noch eine weitere Stütze finden, lassen keinen Zweifel, dass die Plasmamembran darüber entscheidet, ob ein gelöster Körper diosmotisch in das Protoplasma gelangt oder nicht. Die geringe Dicke der Plasmamembran hat, so gut wie an künstlichen Niederschlagsmembranen, nur in quantitativer, nicht in qualitativer Hinsicht Bedeutung, und theoretisch genommen könnte eine nur aus einer Micellarschicht bestehende Niederschlagsmembran qualitativ gleiche diosmotische Eigenschaften, wie eine Membran von erheblicher Dicke besitzen.

Ob Zellkern, Chlorophyllkörner und andere geformte Gebilde innerhalb des Protoplasmas durch eine der Plasmamembran entsprechende peripherische Schicht abgegrenzt sind, ist nicht unwahrscheinlich, doch noch nicht sicher entschieden (vgl. meine Osmot. Unters. p. 148). Dagegen sind von einer zweifellosen Niederschlagsmembran die ölartig aussehenden Tropfen von Gerbsäurelösung umkleidet, welche sich besonders schön im Zellsaft der Parenchymzellen des Blattstielgelenks von Mimosa pudica, ausserdem vielfach in jüngeren Gerbsäure führenden Rinden finden, und allein diese Niederschlagsmembran verhindert die Mischung dieser Gerbsäurelösung mit dem wässrigen Zellsaft.



Fig. 3. Schemat. Darstellung einer Zelle vergl. den Text.

Ein Wassertheilchen oder ein gelöster Stoff muss nach Obigem (Fig. 3), um in den Zellsaft (*s*) zu gelangen, durch die Zellhaut (*z*) und die anliegende Plasmamembran (p^1) diosmiren, dann im Protoplasma sich verbreiten und endlich durch das Hyaloplasmahäutchen (p^2), welches das Protoplasma gegen den Zellsaft abgrenzt, in letzteren seinen Weg finden.[1] Soll ein im Zellsaft gelöster Körper aus der Zelle entfernt werden, so ist natürlich der eben gezeichnete Weg in umgekehrter Richtung zu durchlaufen, und wenn es sich um einen in einem Gerbsäuretropfen gelösten Körper handelt, muss noch eine weitere Niederschlagsmembran passirt werden. Die Zelle ist also vergleichbar einem, aus in einander geschachtelten Häuten gebildeten osmotischen Systeme, in welchem die Zellhaut dem Protoplasma als Widerlage dient und so ermöglicht ist, dass die im Protoplasma und im Zellsaft gelösten Stoffe mächtige osmotische Druckkräfte entwickeln können, welche so wenig widerstandsfähige Körper, wie Protoplasma und Plasmamembran es sind, andernfalls unvermeidlich zersprengen würden. Von diesen Druckkräften wird in einem besondern Paragraphen gehandelt und bei dieser Gelegenheit noch ein weiteres Argument dafür erbracht werden, dass nicht der ganze Protoplasmakörper, sondern nur die umhüllenden Plasmamembranen die osmotisch maassgebenden Theile sind.

1) Pfeffer, die Wanderung der organischen Baustoffe in der Pflanze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V. p. 113., Osmot. Unters. 1877, p. 155.

Die Umhüllung mit Zellhaut beschränkt die Wasseraufnahme in den Protoplasmakörper, welche vielfach an den von jener Widerlage befreiten Protoplasmakörpern, in Folge osmotischer Wirkung, weiter fortschreitet und durch Dehnungen und Zersprengungen zu einer Zerstörung der Molekularstruktur führen kann. Da überhaupt immer nur begrenzte Quellung unter bestimmten Bedingungen, mit Rücksicht auf die Pflanze also unter den im lebenden Organismus gegebenen Bedingungen, als Criterium für organisirte Körper benutzt werden kann, so ist auch derjenige Protoplasmakörper organisirt zu nennen, dessen Struktur, nach Entfernung der Zellhaut, in reinem Wasser zerstört wurde. Solches geschieht übrigens durchaus nicht bei allen Protoplasmakörpern, wie schon im Wasser lebende Primordialzellen, u. a. Schwärmsporen, lehren.

Die Bildung von Vacuolen [1], welche vielfach an Protoplasmakörpern stattfindet, wenn sie aus verletzten Zellen in Wasser übertreten (z. B. bei Vaucheria, Nitella, Wurzelhaaren von Hydrocharis), ist übrigens selbst ein Beispiel begrenzter Imbibitionsfähigkeit des Protoplasmas. Denn die Vacuolen entstehen, indem wässrige Flüssigkeit innerhalb des Protoplasmas sich absondert, und solches ist nur möglich, weil das Protoplasma sich nicht, wie ein löslicher Körper, mit beliebig viel Wasser mengt. Gemäss seinen Eigenschaften wird das Protoplasma gegen die in seinem Innern ausgeschiedene Flüssigkeit ebenso gut, wie gegen einen gewaltsam in das Plasmodium von Aethalium eingeführten Wassertropfen, durch Plasmamembran sofort abgegrenzt. Sind in der ausgeschiedenen Vacuolenflüssigkeit Stoffe gelöst, so bringt deren osmotische Wirkung einen hydrostatischen Druck zuwege, welcher, wenn genügend, eine Ausdehnung der umhüllenden Protoplasmaschicht und eventuell deren Zerreissung und Desorganisation herbeiführt. Diese Bildung und Vergrösserung der Vacuolen und die damit zusammenhängende Zerstörung der Struktur unterbleibt aber, wenn statt des reinen Wassers eine genügend concentrirte Lösung von Kochsalz, Zucker oder anderen Stoffen genommen wird, und damit ist die Richtigkeit obiger Erklärung der Vacuolenbildung erwiesen. Die umhüllende Plasmamembran verhindert ferner das Auswaschen im Protoplasma gelöster Stoffe, welches, so weit sich beurtheilen lässt, zu einer Zerstörung der im lebendigen Protoplasma bestehenden Struktur führen würde.



Fig. 1. Die Bildung von Vacuolen im Protoplasma, welches durch Zerdrücken eines jungen Wurzelhaares von Hydrocharis morsus ranae in Wasser getrieben wurde (150/1).

Der Aggregatzustand eines imbibirten Protoplasmakörpers ist der einer weichen und öfters einer halbflüssigen Gallerte. Dem entsprechend bringt selbst an den relativ consistenten Plasmodien von Aethalium schon ein ganz leichter Druck Verschiebungen hervor, und, wie namentlich Nägeli [2] verfolgte, senken sich im Protoplasma von Chara eingeschlossene Körper, dem Gesetze der Schwere folgend. Ebenso reicht schon der sehr geringe, durch Protoplasmaströmung erzielte Druck aus, um Aussackungen hervorzutreiben, wie sich u. a. öfters in Zellen von Vallisneria spiralis beobachten lässt, wenn durch sich festsetzende Chlorophyllkörner, oder irgend eine andere Ursache, eine Stauung des sich bewegenden Protoplasmas bewirkt wird [3]).

Die geringe Cohäsion gestattet somit leichte Verschiebbarkeit der Theilchen, welche im lebensthätigen Protoplasma ununterbrochen vor sich geht, und geradezu ein Symptom

1) Näheres Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 5.

2) Beitr. z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 67.

3) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 172.

des Lebens ist. Zwar auch in andern organisirten Körpern spielen sich mit der Zeit Veränderungen ab, doch sind solche in keinem Körper so rastlos und ununterbrochen thätig, wie in dem eigentlich lebendigen Theile der Pflanze, dem Protoplasmakörper, in dem mindestens immer langsame Formänderungen, häufig aber auch direkt wahrnehmbare Strömungen und Bewegungen ein Zeichen stetiger Störung des Gleichgewichtes sind. Lokal verschiedene Gestaltung bei Zelltheilung, bei Bildung von Chlorophyllkörnern und anderen Prozessen lehrt zugleich, wie nicht in jedem Protoplasmatheile dieselben Vorgänge thätig sind. So geht eine stetige Folge von Augenblicksbildern vor dem Auge des Beobachters vorüber, und gar oft mag, ehe der einer bestimmten Constellation entsprechende Gleichgewichtszustand erreicht war, eine neue Veränderung Resultanten schaffen, welche die noch nicht vollendeten Bewegungen in andere Bahnen lenken. Unsere derzeitige Kenntniss gestattet keinen Einblick in das veränderliche Spiel treibender Kräfte, doch dürfen wir wohl Modificationen in Gestaltung und Verkettung der Micellen, sowie auch Zertrümmerung und Neubildung von Micellen als eine wesentliche wirkende Ursache ansprechen. Es dürfte somit ein Eiweisstheilchen oder irgend ein anderes Stofftheilchen bald in gelöster, bald in fester Form im Protoplasma vorhanden sein, und somit ein dauernder Wechsel stattfinden, wie ihn Pfaudler[1] allgemein zur Erklärung der Eigenschaften weicher Körper annimmt. Ein solcher Wechsel trifft auch die Micellen des Hyaloplasmahäutchens, welche ja theilweise oder ganz in das Polioplasma wieder aufgenommen und vertheilt werden können.

Vermöge des geringen Cohäsionszustandes besteht, analog wie in einer schleimigen Masse, im Protoplasmakörper ein Bestreben, Kugelgestalt als endliche Gleichgewichtsfigur zu erreichen, und wenn im lebensthätigen Zustande andere Formen angenommen werden, so sind diese eben Resultante aus jenem Streben und nach anderem Ziele treibenden gestaltenden Kräften. Wohl sind von der Kugelform abweichende Gestaltungen möglich, weil ja das Protoplasma keine wirkliche Flüssigkeit ist, doch lehrt auch die Erfahrung, dass mit der Hemmung der Lebensthätigkeit und insbesondere, wenn noch mechanische Erschütterungen die Verschiebung der constituirenden Theilchen unterstützen, Protoplasmamassen einer Gleichgewichtsfigur zustreben, wie sie zähflüssigen Massen unter den gegebenen Verhältnissen zukommt. Wenn mit solchen Eingriffen neue Gruppirungen von Micellen und Micellverbänden erzielt werden, so spielen sich doch derartige und noch tiefer greifende Veränderungen auch während der Lebensthätigkeit dauernd ab, und jeder erreichten Gestaltsänderung entspricht überhaupt eine neue Constellation in der Struktur des Protoplasmas.

Das Wesentliche obiger allgemeinen Betrachtungen gilt auch dann, wenn dem Protoplasma noch weitere feinere Struktur zukommt, und es muss ja wahrscheinlich dünken, dass dieser lebendige Organismus in morphologisch und physiologisch ungleichwerthige Glieder differenzirt ist, nicht einen gleichmässigen micellaren Aufbau besitzt. In der That deuten einige Beobachtungen darauf hin, dass ein feines Balkensystem im Protoplasma besteht[2], dem eine maschige Beschaffenheit schon durch geformte metaplasmatische Stoffe aufgedrängt wird. Aber auch dieses Balkensystem muss im lebendigen Protoplasma dauernd veränderlich sein, so gut wie die augenscheinlich dichtere Plasmamembran. Diese muss aber immer continuirlich bleiben, auch wenn gelösten Körpern etwa nur die Fähigkeit zukommen sollte, in den einem Schwamme vergleichbaren Kammern sich zu verbreiten. Demgemäss bleiben die hinsichtlich der Plasmamembran und der Diosmose gezogenen Schlussfolgerungen in der Hauptsache bestehen, wenn solche besonderen Strukturverhältnisse im Protoplasma gegeben sind, dessen sichtbare abgegrenzte Glieder, wie Zellkern, Chlorophyllkörner, ja offenbar auch specifische diosmotische Befähigungen besitzen.

Künstliche Niederschlagsmembranen. Entstehung und gewisse Eigenschaften der Plasmamembran können am besten die von M. Traube[3] dargestellten Niederschlags-

---

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. 2, p. 253.

2) Velten, Flora 1873, p. 119, und Physik. Beschaffenheit d. Protopl. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 73, Abth. I, Sptzg. Strasburger, Studien ü. Protopl. 1876, p. 20, Zellbildg. u. Zelltheilung II. Aufl., p. 20. — Auch die Gestaltungsvorgänge in dem sich theilenden Zellkern zählen hierher.

3) Arch. f. Anat. u. Physiol. v. du Bois-Reymond u. Reichert. 1867, p. 87, und Bot. Zt. 1875, p. 56. — Vgl. auch die historischen Bemerkungen in meinen Osmót. Unters. p. 12.

membranen versinnlichen, durch welche, wie durch die Plasmamembran, viele Stoffe nicht diosmiren, denen die Zellhaut leichten Durchtritt gestattet. Wird ein Tropfen einer Kupfervitriollösung in eine Lösung von Ferrocyankalium gebracht, so umkleidet sich jener an der Contactfläche allseitig mit einer Niederschlagsmembran aus Ferrocyankupfer, welche nunmehr die Mischung der beiden voneinander abgeschlossenen Membranogene verhindert, und in analoger Weise bilden viele Körper, welche colloidale, auch manche Körper, die krystallinische Niederschläge geben, solche Membranen [1]. Besonders geeignet für unseren Zweck sind die Niederschlagsmembranen, welche man aus flüssigem Leim und Gerbsäure herstellen kann, und mit denen Traube zuerst experimentirte. Den flüssigen Leim erhält man, indem Gelatine mit Wasser 1 bis 3 Tage gekocht oder im zugeschmolzenen Rohr kürzere Zeit auf 120° C. erhitzt wird, doch ist die Gegenwart von noch etwas gelatinirendem Leim für die Brauchbarkeit des Materials von Bedeutung, und demgemäss kann eventuell Zusatz von etwas Gelatine geboten sein. Auch empfiehlt sich die Beimengung von $^1/_2$ bis 1 Procent Kupfervitriol, durch welchen die Membranen haltbarer werden. Die Spitze eines Glasstabes taucht man dann in die dickflüssige warme Lösung dieses Leimes, lässt einige Stunden abtrocknen und führt den Glasstab einige Centimeter tief in 2 procentige Gerbsäurelösung. Nach einigen Minuten hebt sich von dem allmählich sich lösenden Leimtropfen eine durchsichtige Haut von gerbsaurem Leim ab, welche durch die osmotische Wirkung des Inhaltes gespannt wird und in Folge dieser Dehnung in die Fläche wächst. Dieses Wachsen fällt viel ansehnlicher aus, wenn man dem Leim etwa 15 Procent Zucker, einen osmotisch viel wirksameren Körper, zusetzte, und hatte man ausserdem noch etwas Anilinblau in dem Leim gelöst, so kann man unmittelbar wahrnehmen, wie dieser Farbstoff nicht durch die Membran aus gerbsaurem Leim diosmirt.

In vielen Fällen ist es bequemer, nach einer andern, gleichfalls von Traube angewandten Methode zu verfahren, welche zugleich geeignet ist, aus sehr verschiedenen Stoffen Niederschlagsmembranen zu erzeugen. Die Ausführung versinnlicht die nebenstehende Fig. 5. In den Cylinder bringt man eine 2—5 procentige Lösung des einen Membranbildners, in das capillar ausgezogene Glasrohr saugt man eine kleine Menge einer Lösung des andern Membranbildners, schliesst dann das Rohr mit dem Finger und führt es in die bezeichnete Stellung. Indem man das Niveau der Flüssigkeit in dem Glasrohr etwas erhöht, lässt sich auch leicht demonstriren, wie schon ein ganz geringer hydrostatischer Ueberdruck eine zum Wachsthum genügende Dehnung einer Niederschlagsmembran erzielt. Auch lässt sich in dieser Weise das diosmotische Verhalten von Salzen gegenüber gegebenen Niederschlagsmembranen prüfen.



Fig. 5.

Besonders die Niederschlagsmembranen aus Gerbsäure-Leim können sehr schön das Wachsen durch Intussusception demonstriren und darthun, wie solches nur so lange fortschreitet, als eine geringe Dehnung der Membran wirksam ist. Dabei wachsen diese Membranen gleichmässig weiter und können eine vollkommene Kugelgestalt bewahren, wenn nicht durch ungleiches spezifisches Gewicht der inneren und äusseren Flüssigkeit, oder irgend andere Ursachen Abweichungen herbeigeführt werden. Nicht so gleichmässig wachsen die Membranen aus Ferrocyankupfer, Berlinerblau und manchen anderen Körpern in die Fläche, vielmehr entstehen nach einiger Zeit kleinere oder grössere wurstartige und verschieden gestaltete Auswüchse. In Folge des inneren Druckes reisst nämlich die Membran lokal ein, die hervorschiessende Flüssigkeit aber umkleidet sich augenblicklich mit einer die Wunde ausheilenden Niederschlagsmembran, welche nun, weil dünner, noch einige Zeit bevorzugt in die Fläche wächst. Die oft wunderlichen Gestaltungen, die so entstehen, und die Ursachen, welche überhaupt auf besondere Gestaltung hinarbeiten, übergehe ich und bemerke nur, dass die Widersprüche, welche Sachs [2] gegen Traube erhebt, auf die Eruptionen bildenden Niederschlagsmembranen aus Ferrocyankupfer basirt sind. Die Niederschlagsmembranen aus Gerbsäure-Leim wachsen in der That, wie es Traube kennen lernte, so lange nicht aussergewöhnliche Umstände einwirken, ohne jede Eruption in die Fläche [3].

---

1) Vergl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 30. 2) Lehrbuch, 4. Aufl., 1877, p. 645.

3) Aehnliche Eruptionen spielen wohl auch bei Bildung der sog. Myelinformen eine Rolle, vgl. Brücke, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 79, Abth. III, Aprilheft.

Traube[1]) hat auch gezeigt, wie eine Niederschlagsmembran durch Contact mit reinem Wasser entstehen kann. In concentrirter, nicht aber in verdünnter Gerbsäurelösung ist gerbsaurer Leim löslich, und wenn ein Tropfen solcher concentrirten Lösung in Wasser gebracht wird, scheidet sich deshalb an der Berührungsfläche eine Membran aus gerbsaurem Leim aus. So lange die eingeschlossene Gerbsäure concentrirt genug ist, sucht sie die Membran zu lösen, welche durch Wasser ausgeschieden wird, und als Resultante dieser antagonistischen Bestrebungen kann die Membran nur beschränkte Dicke erreichen, auch in die Flüssigkeit, aus der sie ausgeschieden wurde, wieder aufgenommen werden. Es ist dieses also ein Verhalten, wie es für die Plasmamembran und ihre Bildung hervorgehoben wurde, und auch darin gleicht diese den Niederschlagsmembranen, dass die Flächenvergrösserung einer Membran aus gerbsaurem Leim nur Folge des Wachsens ist, und sobald ein Membranbildner entfernt wird, die Bedingungen für Wachsen also aufgehoben sind, ein leichter Druck ein Zerreissen bewirkt.

Die letzterwähnte Entstehung einer Haut aus gerbsaurem Leim ist wohl geeignet, zu demonstriren, wie durch Contact mit Wasser eine Niederschlagsmembran gebildet werden kann, doch ist nicht gesagt, dass in eben dieser Weise die Plasmamembran ihren Ursprung nimmt. Thatsächlich reicht zur Bildung dieser Contact mit reinem Wasser aus, und auch Gegenwart von Kohlensäure oder Sauerstoff ist nicht nothwendig, doch dürfte eher die Entziehung eines Lösungsmittels, als Verdünnung mit Wasser die Ursache der Bildung sein. Zudem ist noch fraglich, ob nicht noch andere Ursachen mitspielen, da die Plasmamembran auch durch Berührung mit Luft oder Oel zu entstehen scheint. Dann ist die veränderte Molekularwirkung an der freien Oberfläche als ein möglicher Faktor in Betracht zu ziehen und endlich auch noch zu entscheiden, in wie weit Aggregation schon ausgeschiedener Micellen oder Fällung von gelösten Stoffen, resp., was am wahrscheinlichsten, beides bei der Bildung der Plasmamembran mitwirkt. Hinsichtlich dieser und anderer Fragen sei auf meine Osmotischen Untersuchungen verwiesen (p. 128 ff.), in denen auch die auf unseren Gegenstand bezügliche Literatur mitgetheilt ist.

In historischer Beziehung bemerke ich hier, dass, nachdem Nägeli[2]) auf die Wichtigkeit der besondern diosmotischen Eigenschaften des Protoplasmas hingewiesen hatte, diese bis auf meine Arbeiten immer als eine Funktion der ganzen Protoplasmamasse angesehen wurden. Die peripherische Umkleidung des Protoplasmakörpers wurde theilweise im Anschluss an Mohl[3]) als membranartige, theilweise im Anschluss an Pringsheim als schleimige Schicht angesprochen, deren eigentliche Beschaffenheit musste aber unbekannt bleiben, so lange nicht die Dehnbarkeit als Folge des Wachsens erkannt und die Cohäsion des nicht wachsthumsfähigen Hyaloplasmahäutchens ins Auge gefasst war. Uebrigens ist bekannt, wie durch Mohl's klassische Arbeiten unsere Kenntniss über das Wesen des Protoplasmakörpers angebahnt wurde.

Nach dem Verhalten gegen Jod, Quecksilbersublimat und nach anderen Eigenschaften dürfte die Plasmamembran Proteinstoffe enthalten, welche ja auch am Aufbau des Protoplasmakörpers überhaupt Antheil haben. Da aber verdünnte Alkalien und Säreun die Plasmamembran ganz oder jedenfalls zum guten Theil, übrigens auch immer grössere oder kleinere Mengen des übrigen Protoplasmas ungelöst zurücklassen, so dürfte es sich hier um Proteinstoffe handeln, welche bis dahin aus dem Pflanzenreich nicht dargestellt wurden, weil allein die mit Wasser, Säuren oder Alkalien ausziehbaren Eiweissstoffe Berücksichtigung fanden[4]). Vielleicht nehmen also am Aufbau der Plasmamembran, wie des Protoplasmas überhaupt Proteinstoffe Theil, welche etwa ähnliche Eigenschaften besitzen wie Chitin, Elastin und andere aus animalischen Organismen gewonnene eiweissartige Körper[5]). Unter solchen Umständen lässt sich über das die Plasmamembran lösende Vehikel keine bestimmte Ansicht gewinnen.

---

1) Archiv für Anat. und Physiol. 1867, p. 129. 2) Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, p. 5. 3) Bau u. Bildung d. Pflanzenzelle 1854, p. 5.

4) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 145. — Vgl. auch de Vries, s. l. mort d. cellules végét. in Arch. Néerland. 1871, Bd. 6, p. 18 u. 31 d. Sptzg.

5) Es mag erlaubt sein, diese der Gruppe d. Proteinstoffe beizuzählen.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel in der Pflanze.

Kapitel II.

Die Mechanik des Stoffaustausches.

§ 8. Jede Pflanze muss, um bestehen zu können, gewisse Stoffe von Aussen aufnehmen, und ebenso bringt es die Thätigkeit des Organismus mit sich, dass gewisse Stoffe, wie Kohlensäure und Wasser, nach Aussen abgegeben werden. Indess beschränkt sich die Aufnahme und die Ausgabe von Stoffen nicht auf die zum Unterhalt des Lebens nöthigen Materialien, vielmehr gelangen auch vielfach Körper in die Pflanze, welche diese ohne Nachtheil entbehren kann. In wie weit Körper Nährstoffe sind, und welche Bedeutung die Aufnahme oder die Ausgabe bestimmter Stoffe für die Pflanze hat, wird erst in ferneren Kapiteln behandelt werden, während die Modalitäten des Stoffaustausches in Folgendem ins Auge gefasst werden sollen.

In das Innere einer mit Wasser durchtränkten Zelle können nur solche Flüssigkeiten und gelöste Körper gelangen, welche Zellhaut und Plasmamembran zu imbibiren und dieserhalb diosmotisch zu durchwandern vermögen. Viele Körper gelangen aber wohl in die Zellhaut, nicht aber in das Protoplasma, weil jene durchgehends weit durchlässiger ist als die Plasmamembran und diese viele Stoffe nicht eindringen lässt, welche durch die mit Wasser imbibirte Zellhaut leicht diosmiren. Bekannt ist ja, wie u. a. in Zellsaft gelöste Farbstoffe mit der Tödtung des Protoplasmas leicht durch die Zellhaut in das umgebende Wasser sich verbreiten, und bei Contraktion des Protoplasmakörpers mit gefärbter Salzlösung die farbige Flüssigkeit nur in den zwischen Zellhaut und Plasmamembran gebildeten Raum eindringt.

Ein die Zellhaut imbibirender Körper kann somit in das Innere eines Pflanzenkörpers eindringen, ohne jemals in das Innere einer Zelle seinen Weg zu finden, oder vielleicht erst in der Krone eines Baumes in einen Protoplasmakörper eintreten, nachdem der Weg von der Wurzel bis hierher innerhalb der Zell-

wand zurückgelegt wurde. In der That lässt sich die Verbreitung von Anilinblau oder anderen Farbstoffen, welche man durch die Schnittfläche eines Stengels oder einer Wurzel aufnehmen lässt, innerhalb der ganzen Pflanze verfolgen, obgleich der Protoplasmakörper nichts von denselben aufnimmt. Für andere innerhalb der Zellhaut sich findende Körper ist es zumeist sehr schwierig oder gar nicht zu entscheiden, ob sie jemals in das Protoplasma eintraten, doch dürfte dieses u. a. nicht der Fall sein bei einem guten Theile der Kieselsäure, welche sich unlöslich in Zellhäuten abgelagert findet, und wenn auch die Plasmamembran für Wasser permeabel ist, so wird doch wohl manches Wassertheilchen, das in Dampfform aus der Pflanze tritt, seinen Weg von der aufnehmenden Wurzel ab in Zellwandungen zurückgelegt haben. Ueberhaupt muss ja nicht jeder Körper in Protoplasma oder Zellsaft eindringen, wenn demselben auch der Weg in diese Theile offen steht, und eine Binnenzelle eines Gewebes kann Stoffe zugeführt erhalten, welche in das Lumen umgebender Zellen niemals eindrangen und vielleicht bis dahin nur in der Zellwand fortbewegt wurden. Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, dass hier, wie in anderen Fällen, die gleichen Gesichtspunkte für einen aus der Zelle austretenden Körper gelten, mag dieser nun die Pflanze verlassen oder zu einer näher oder ferner gelegenen Zelle hinwandern. Eine in Gewebe eingeschlossene Zelle bezieht überhaupt Stoffe durch Vermittlung der Zellwand in ganz analoger Weise aus ihrer Umgebung, wie eine frei im Wasser schwimmende Zelle aus diesem umgebenden Medium.

Während da, wo an der Oberfläche von Pflanzentheilen die Zellen lückenlos zusammenschliessen, ein Körper in die Zellwandung eindringen muss, um in das Innere des Pflanzenkörpers zu gelangen, ist Aufnahme, sowie Ausgabe von Stoffen ohne Durchwanderung einer Zellhaut möglich, wenn Spaltöffnungen, Lenticellen oder andere capillare Oeffnungen Ausführungsgänge bilden. In der That haben ja die Spaltöffnungen, sowie auch Lenticellen, welche bekanntlich an höheren Pflanzen verbreitet sind, eine wesentliche Bedeutung für den Austausch von Gas und Wasserdampf und an nicht wenigen Pflanzen vermitteln[1] Wasserspalten den Austritt von Flüssigkeit an bestimmten Stellen. In den communicirenden Intercellularräumen wird dann unter Umständen ein Gastheilchen einer fern gelegenen Zelle zugeführt werden können und vielleicht eine grössere Strecke in der Pflanze durchwandern, ohne dabei in eine Zellhaut oder in das Innere einer Zelle einzudringen. Eine solche Aufnahme ist aber unerlässlich für jeden Körper, welcher in Ernährung und Thätigkeit der Pflanze eingreifen soll. Somit beruht denn die Bedeutung der capillaren Ausführungsgänge darin, dass sie den Stoffaustausch erleichtern, indem in die Pflanze und aus der Pflanze Körper ohne eine Durchwanderung von Zellwänden gelangen und ohne solche Durchwanderung ein Körper auf weite Strecken hin befördert werden kann. In letzterem Sinne sind auch bedeutungsvoll alle langgestreckten Elementarorgane, mögen diese nun wie die Holzgefässe Luft, oder wie Milchsaftgefässe und Milchzellen Flüssigkeit führen.

In das Innere einer mit Wasser durchdrungenen Zelle können also flüssige und gelöste Körper nur auf diosmotischem Wege gelangen und auch dann, wenn

1) Näheres über diese bei de Bary, vergl. Anat. 1877, p. 54.

eine der Zellhaut entbehrende Primordialzelle vorliegt, ist die diosmotische Durchwanderung von einer, resp. von zwei Plasmamembranen nöthig, um einen flüssigen oder gelösten Körper in das Protoplasma, resp. in den Zellsaft zu führen. Allerdings können auch feste Körper als solche aufgenommen werden, und es ist an den Plasmodien der Myxomyceten leicht zu beobachten, wie Gesteinsfragmentchen, Sporen und andere Körper in das Protoplasma eindringen und auch gelegentlich wieder ausgestossen werden[1]. Die geringe Consistenz des Protoplasmas und die Eigenschaft dieses, eine Wunde sogleich zu schliessen, ermöglichen einen solchen Austausch, welcher gelegentlich auch zwischen Protoplasma und Zellsaft sich abspielt, indem Stärkekörner, Krystalle u. dgl. geformte Körper ihren Weg aus dem Protoplasma in den Zellsaft oder in umgekehrter Richtung finden. Aber selbst in die mit Zellhaut rings umkleideten Zellen gelangen feste Körper, wenn parasitische Pilze oder niedere Organismen sich einbohren. Dagegen handelt es sich natürlich nur um die gewöhnliche Aufnahme gelöster Stoffe, wenn durch ausgeschiedene Säure oder Fermente, überhaupt durch vom Organismus ausgehende Wirkungen, Körper in diosmirende Form gebracht und erst hierdurch aufnahmefähig werden. Solche Wirkungen üben u. a. durch Ausscheidung von Säuren Wurzeln sowie Rhizoiden steinbewohnender Flechten, durch ausgeschiedene Fermente der Embryo auf das Endosperm und vielfach parasitisch oder saprophytisch lebende Pflanzen auf ihren Nährboden; endlich werden auch innerhalb der Pflanze sich benachbarte Zellen häufiger in analogem Sinne beeinflussen.

Da jede lebensthätige Zelle mit Wasser imbibirt ist, und die ein Austrocknen vertragenden Objekte, wie Samen, Moose, Flechten u. a., erst nach Aufnahme von Wasser wieder in thätigen Zustand übergehen, so hat das Endringen von Gasen in trockene organisirte Körper für den Organismus eine nur untergeordnete Bedeutung. Denn in lebensthätigen Pflanzentheilen sind auch die Zellwände abgestorbener Zellen meist mehr oder weniger imbibirt, und nur hier und da kommen peripherisch gelegene todte Elementarorgane im ausgetrockneten Zustande in Betracht. Während durch eine imbibirte Wand Gase, wie durch eine Seifenblase, in gelöster Form, also diosmotisch wandern, scheinen dieselben durch trockene Zellwände in ähnlicher Weise wie durch einen Gypspfropf oder eine Graphitplatte, also durch feine Poren sich bewegen zu können. Der Gasaustausch wird weiterhin in einem besonderen Kapitel behandelt werden, während wir uns hier im Allgemeinen an den Austausch von Stoffen durch imbibirte Membranen halten.

Nicht alle organisirten Körper besitzen gleiche diosmotische Eigenschaften, und insbesondere lassen verkorkte und zumeist auch cuticularisirte Zellhäute Wasser nur schwierig passiren, ohne wohl jemals absolut undurchlässig zu sein. Diese Eigenschaft erlangen die fraglichen Zellhäute namentlich durch mehr oder weniger vollständige Imbibition mit fettartigen, wachsartigen und harzartigen Stoffen, und mit Fett oder Wachs nicht völlig durchtränktes Papier kann am besten die diosmotischen Eigenschaften von Kork und Cuticula versinnlichen. Ist

---

1) de Bary, die Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 92. — Ueber Eindringen von kleinen Thieren in Algenfäden, vgl. Hofmeister, Zelle 1867, p. 77. — Andere Beispiele für Uebergang fester Körper aus Protoplasma in Zellsaft sind in § 65 mitgetheilt.

... impermeabel, so we
... welche in de
... aus Kautschu
... Wasser doch Ko
... durch diese Membr.
... Wasser wohl ste
... bedeutungsvoll f
... rkten oder cut
... Wasserverlust g
... in erhebliche
... Wasser imbibir

... wird ein Körpe
... membran gelange
... vermögen, siche
... scheinen selb
... wandern zu kön
... Körpern den Durch

... entscheidet nur da
... der Pflanze, resp. der Zell
... aufgenommen, bi
... ist. Allein durc
... erreicht, dass ein
... grosse Mengen eine
... Körper nur weni
... erzielt, wen
... oder tiefer grei
... Produkt
... Sinne genom
... Hinsicht. Jeder in
... muss deshalb abe
... Form gefunder

... gelösten Stoffe
... membranen wasseranzie-
... Zelle, wie durch eine
... statischer Druck ent-
... Wasserlage dienende Zell-
... Druck steigende Filtra-
... wenn endlich durch diese
... Zelle geschafft, wie durch
... ist mit diesem Gleichge-
... der ferneren Aufnahme
... Körper, eine Grenze gesetzt.
... dass schon verdünnte Lö-
... Atmosphären erzeugen können.

Die diosmotischen Eigenschaften der Zelle.

§ 9. Nachdem im Vorigen die Aufnahme der Stoffe im Allgemeinen behandelt wurde, soll nun noch im näheren zunächst die osmotische Stoffaufnahme in eine Zelle ins Auge gefasst werden, die in einem turgescenten Zustande sich befindet, und deren Zellwand für Wasser leicht permeabel ist. Durch eine solche Zellwand diosmiren, ähnlich wie durch Thierblase, gelöste Krystalloide und auch viele gelöste Colloide, während die Plasmamembran sehr vielen dieser Stoffe den Durchtritt nicht gestattet und somit deren Eindringen in das Protoplasma verhindert. Die grössere Durchlässigkeit der Zellhaut kann, wie schon vorhin erwähnt wurde, anschaulich demonstrirt werden, sowohl durch die im Zellsaft gelösten Farbstoffe, welche erst mit der Tödtung des Protoplasmas in das umgebende Wasser diosmiren, sowie durch Contraction mit gefärbter Zuckerlösung, die dann in dem zwischen Protoplasma und Zellhaut gebildeten Zwischenraume sich ansammelt. Durch solche Contraction wird aber zugleich die Durchlässigkeit der Zellhaut für den wirkenden Körper dargethan, und wenn der contrahirte Protoplasmakörper nicht wieder an Volumen zunimmt, so folgt weiter, dass nennenswerthe Mengen des gelösten Salzes durch die Plasmamembran nicht diosmiren, denn ein solches Eindringen in den Protoplasmakörper oder in den Zellsaft würde eine Vermehrung osmotisch wirkender Körper im Innern der Plasmamembran und damit eine Volumzunahme des Protoplasmakörpers zur Folge haben. Dagegen dürfen wir annehmen, dass alle diejenigen Stoffe, welche durch das Hyaloplasmahäutchen diosmiren, auch die mit Wasser imbibirte Zellhaut zu durchwandern vermögen. So wird also die Plasmamembran sehr häufig ein weiteres Vordringen in die Zelle hindern, die Zellhaut aber kein Hinderniss sein, dass ein aus dem Protoplasma austretender Stoff sich im umgebenden Wasser verbreitet. Die der Zellhaut eng angepresste Plasmamembran entscheidet also nicht allein darüber, ob ein Körper in das Innere der Zelle gelangt, sondern durch sie gewinnt auch die Zelle die wichtige Eigenschaft, gelöste Stoffe zurückzuhalten, welche ohne die Plasmamembran von umspülendem Wasser ausgewaschen würden.

Wie eine Niederschlagsmembran aus gerbsaurem Leim oder Ferrocyankupfer ist auch das Hyaloplasmahäutchen schwieriger durchlässig, doch lehren natürlich die diosmotischen Eigenschaften einer anderen Niederschlagsmembran nicht, welche Stoffe gerade durch die mit spezifischen Eigenschaften ausgerüstete Plasmamembran passiren. Zwar folgt aus dem Vorkommen von Körpern innerhalb der Zelle, sowie auch aus der Bewegung von Stoffen bei Stoffwanderung und Ausscheidungen, dass viele anorganische und organische Körper die Plasmamembran durchwandern, doch ist zumeist aus diesen Thatsachen nicht zu ersehen, in welcher Form und Verbindung die fraglichen Körper diosmirten. Denn es ist sicher, dass vielfach nur vorübergehend, und vielleicht hier und da nur während des Durchtrittes durch die Plasmamembran, der geeignete Lösungszustand eines Körpers geschaffen wird, und ferner mögen von dem lebensthätigen Organismus wohl auch Wirkungen ausgehen, durch welche die diosmotische Qualität der Plasmamembran zeitweise mehr oder weniger verändert wird. Deshalb vermögen auch Versuche mit gegebenen Lösungen nicht ohne weiteres einen allseitig befriedigenden Aufschluss über die Phänomene des Stoff-

austausches der lebendigen Zelle zu geben, obgleich allerdings derartige, unter [illegible] Bedingungen angestellte und kritisch geleitete Experimente die Fundamente liefern müssen, um Aufnahme und Ausgabe von Stoffen, wie solche in lebensthätigen Zellen sich thatsächlich abspielt, aus der Qualität der Plasmamembran und des diosmirenden Körpers erklären zu können. Leider ist unsere derzeitige Kenntniss in dieser Hinsicht sehr mangelhaft, und viele mit dem diosmotischen Austausch verknüpfte wichtige Fragen sind nicht befriedigend zu erklären. Dieses gilt z. B. auch für die Wanderung von Zuckerarten von Zelle zu Zelle oder für deren Aufnahme in Schimmelpilze aus umgebenden Lösungen. Denn thatsächlich wird bei direkten Experimenten mit Lösungen von Traubenzucker oder Rohrzucker ein diosmotisches Eindringen in das Protoplasma nicht gefunden und zudem muss, um die Anhäufung von Zuckerarten in einzelnen Zellen zu ermöglichen, der Lösungszustand dieser innerhalb der Zellen in irgend einer Weise von der Form abweichen, in welcher diese Körper das Hyaloplasmahäutchen passirten. Diese und anderweitige Fragen bieten sich aber, wie für die Zuckerarten, für sehr viele andere in die Zelle eintretende oder aus dieser austretende Körper.

Die Plasmamembran eines lebenden Protoplasmakörpers dürfte in der That kaum stets gleiche diosmotische Eigenschaften besitzen, vielmehr ist es wahrscheinlich, dass diese durch von Innen oder von Aussen kommende Einwirkungen variiren, und vielleicht ändert sich auch unter Umständen die Constitution der Plasmamembran. Denn die Micellen dieser können ja in dem lebendigen Protoplasma wieder vertheilt werden, und wie deshalb kaum jemals unverändert dieselben Stofftheilchen das Hyaloplasmahäutchen aufbauen, ist eine gewisse Aenderung in der Constitution dieses da naheliegend, wo mit dem Entwicklungsstadium die Qualität des Protoplasmakörpers selbst modificirt wird. Mag es sich dabei nun einfach um Vergrösserung oder Verkleinerung oder sonstige Aenderung der aufbauenden Micellen, oder um Einschiebung ungleichartiger Micellen handeln, in etwas werden die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran im Allgemeinen stets verändert werden. Solches ist auch zu erwarten, wenn durch einwirkende Agentien der Quellungszustand der Plasmamembran und damit die Grösse der intermicellaren Räume gesteigert oder vermindert wird. Diese und andere Einflüsse dürften wohl bei der leichten Verschiebbarkeit der constituirenden Theilchen, welche in der wachsthumsfähigen Plasmamembran ja thatsächlich existirt, viel weiter gehende Erfolge erzielen als in einer Zellhaut und überhaupt in einem festeren organisirten Körper.

Durch [illegible] der leicht verschiebbaren Micellen werden ferner, sobald nur die [illegible] Anziehungskräfte genügend sind, solche Körper ihren Weg in und durch die Plasmamembran finden, deren constituirende Partikelchen einen grösseren Durchmesser als die intermicellaren Räume haben. Denn wie sich die Plasmamembran hinter einem Krystall oder einem Stärkekorn, wenn diese [illegible] hindurchgepresst wurden, sofort wieder schliesst und somit [illegible] nach dem Durchgang eine Lücke nicht bestehen [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible]renden Körpern den Durchtritt gestattet, [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible]theilchen im analogen Sinne durch die Plasmamembran [illegible] [illegible] [illegible], wenn irgendwie durch treibende Kräfte

ein Eindrängen erzwungen wird, und solche treibende Kräfte können auch in wechselseitigen Anziehungen zwischen Membran und diosmirendem Körper ihren Ursprung haben.

Selbst solche Körper, welche als feste Bausteine in die Plasmamembran eingelagert werden, können diese unter Umständen durchwandern, und wir dürfen auch einen derartigen Durchgang einen diosmotischen nennen. Thatsächlich werden ja constituirende Micellen des Hyaloplasmahäutchens in das Protoplasma gelegentlich wieder aufgenommen, und wenn eine umgebende Flüssigkeit lösende Wirkungen ausübt, ist ein Uebergang in diese ebenso gut möglich. In solcher Weise findet offenbar auch etwas Gerbsäure ihren Weg in einen Leimtropfen, welcher sich beim Eintauchen in eine Gerbsäurelösung mit einer Niederschlagsmembran umkleidete, indem eben der gerbsaure Leim sowohl in Leim, als auch in Gerbsäure ein wenig löslich ist.

In Obigem ist zwar keine erschöpfende Darstellung alles dessen gegeben, was hinsichtlich des Durchganges eines Körpers durch die Plasmamembran zu beachten ist, immerhin reicht das Gesagte aus, um zu zeigen, dass die Permeabilität der Plasmamembran nicht einfach nach den diosmotischen Vorgängen beurtheilt werden darf, wie solche eine Zellhaut, eine künstliche Niederschlagsmembran, eine ihrer Wachsthumsfähigkeit beraubte Plasmamembran und selbst ein Protoplasmakörper bietet, dessen Lebensthätigkeit gehemmt ist. Der erwähnten Eigenschaften halber würde es auch nicht wunderbar sein, wenn, was freilich bis jetzt nicht bekannt ist, ein gelöster Körper wohl durch die Plasmamembran, aber nicht durch die Zellhaut diosmiren sollte, obgleich jene sicher viel engere intermicellare Räume besitzt als die Zellhaut, in welcher voraussichtlich sogar Kanälchen bestehen, die nicht in ihrer ganzen Ausdehnung durch die von den Micellen ausgehenden Molekularkräfte beherrscht werden.

Obige Darstellung ist auf die in meinen Osmotischen Untersuchungen (1877, p. 154) niedergelegten Untersuchungen gestützt, in denen es darauf ankam, das Wesen und die Bedeutung der Plasmamembran im Allgemeinen kennen zu lernen. Welche Körper nun gerade durch die Plasmamembran diosmiren und unter welchen Bedingungen jene eventuell das Hyaloplasmahäutchen durchwandern, darüber sind unsere Erfahrungen noch sehr lückenhaft.

Ein direkter Durchgang lässt sich für Säuren (Salzsäure, Essigsäure u. s. w.), sowie für ätzende und kohlensaure Alkalien leicht demonstriren, wenn man diese in sehr verdünntem Zustand auf Zellen mit blau, resp. roth gefärbtem Zellsaft (Blumenblätter von Pulmonaria, Staubfadenhare von Tradescantia) einwirken lässt. Sofern nicht Cuticula hemmend wirkt, tritt Röthung, resp. Bläuung sogleich ein und durch Auswaschen mit Wasser kann die Reaktion wieder beseitigt werden, welche bei sehr grosser Verdünnung der Agentien und bei nicht zu langer Einwirkung das Leben des Protoplasmas nicht schädigt. Ebenso dringen Jod und Quecksilbersublimat sehr schnell ein, tödten indess sehr leicht das Protoplasma (l. c. p. 140).

Um die Durchlässigkeit der Zellen in rothen Rüben, für Zucker und verschiedene neutrale Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Kalisalpeter u. a.) zu prüfen, contrahirte de Vries[1]) mit Lösungen genügender Concentration und fand hierbei, dass auch nach längerem Aufenthalt in der Lösung der Protoplasmakörper contrahirt blieb. Jedenfalls hatten also erhebliche Mengen dieser Salze ihren Weg in das Protoplasma unter diesen Verhältnissen nicht gefunden.

Ein Austritt von Zuckerarten ist nicht zu constatiren, wenn zuvor gut abgespülte Stücke

---

1) S. l. perméab. d. protopl. des betteraves rouges. Arch. Néerland. 1871, Bd. VI. Vgl. auch Pfeffer l. c. p. 158.

von rothen Rüben oder von Futterrüben einige Stunden, oder selbst einige Tage im Wasser untergetaucht gehalten werden[1], und ebenso fand sich keine Zuckerart in dem Wasser, in welchem eine grössere Zahl der Wurzeln von Weizen, Gerste und Mais während 20 Tage[2], die Wurzeln von Lupinen[3] während 9 Tagen vegetirt hatten. Dagegen fand Boussingault (l. c.) allerdings Zucker in dem Wasser, in welchem einige Zeit Blätter von Agave americana oder von Boussingaultia gehalten worden waren. Ein sicheres Argument für Diosmose von Zuckerarten durch die Plasmamembran ist indess damit nicht geliefert, da der Beweis fehlt, dass der gefundene Zucker nicht aus abgestorbenen oder zersprengten Zellen stammt, wie das sicher zum Theil der Fall war bei den von Boussingault und Detmer mitgetheilten Versuchen, in denen Früchte Zucker an Wasser abgaben. Dieserhalb und auch noch aus andern Gründen ist ein solches positives Resultat nicht ohne weiteres im Stande, den diosmotischen Austritt eines Körpers aus der Zelle zu beweisen[4], und ich übergehe deshalb hier andere derartige Versuche.

Bemerkenswerth sind die Beobachtungen C. v. Nägeli's[5], nach denen Presshefe, wenn sie keine Gährung bewirkt, in neutralen wie sauren Flüssigkeiten stets Peptone, dagegen nur in alkalischen Lösungen Eiweissstoffe ausscheidet. Bei energischer Alkoholgährung treten aber auch noch in schwach saure, nicht in stärker saure Flüssigkeit Eiweissstoffe über. Es hat also sowohl Gährthätigkeit, als auch Reaktion der Lösung Einfluss auf die Diosmose und jene wirkt ähnlich wie eine schwach alkalische Reaktion einer Lösung auf Durchtritt von Eiweissstoffen. Nach Nägeli würde diese Wirkung darin zu suchen sein, dass Alkalien, sowie die durch Gährthätigkeit erzielte Bewegung, die Vereinigung der Micellen zu Micellverbänden verhindert, während sich in saurer Lösung solche nicht diosmirende Micellverbände bilden. Mag nun diese Erklärung genügen oder mögen noch andere Umstände mitwirken, so ist doch soviel gewiss, dass sowohl äussere Einwirkungen, wie auch innere Thätigkeit auf die Diosmose eines immer in der Hefe vorhandenen Stoffes Einfluss haben. Uebrigens ist die Wirkung der genannten Reagentien auf Eiweissstoffe eine derartige, dass diese auch durch die Zellwand todter Hefezellen nur in alkalische Lösung diosmiren, während im Gegensatz hierzu Pepsin nur in saurer Lösung die Zellwand einer Hefezelle zu durchwandern scheint[6].

Die oben mitgetheilten negativen Resultate über die Diosmose der Zuckerarten sind, wie übrigens u. a. auch die mit Salzlösungen erhaltenen negativen Resultate, geeignet zu zeigen, wie mangelhaft unsere Kenntnisse hinsichtlich des diosmotischen Durchtritts bestimmter Körper sind. Denn thatsächlich nehmen Schimmelpilze Zucker aus Lösungen auf, in manchen Nektarien wird solcher bestimmt aus Zellen ausgeschieden, und bei der Stoffwanderung in keimenden Samen geht Zucker sehr gewöhnlich von einer Zelle in die andere über. Demnach sprechen direkte Experimente gegen eine Diosmose von Zucker durch die Plasmamembran, und zu gleichem Schlusse führt die Anhäufung verschiedener Zuckerarten innerhalb der Zellen vieler Pflanzen. So muss es denn unentschieden bleiben, ob Zucker als solcher diosmirt, und wenn, so müsste dieses nur unter bestimmten Bedingungen zutreffen, welche entweder mit einer Veränderung im Lösungszustand der Zuckerarten oder in den Eigenschaften der Plasmamembran gegeben sein würden. Fragen analoger Art drängen sich auf, wenn wir etwa Salze ins Auge fassen, deren Eintritt in das Protoplasma nicht direkt zu constatiren ist, die aber thatsächlich aufgenommen und in der Zelle aufgespeichert werden. So finden sich u. a. salpetersaure Salze zuweilen so reichlich in der

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 4. J. Boussingault, Agron., Chim. agric. et Physiol. 1874, Bd. 5, p. 309. Pfeffer, l. c. p. 158.

2) J. Boussingault, l. c. p. 309. — Vgl. auch W. Detmer, Journal für Landwirthschaft 1879, Bd. XXVII, p. 382.

3) Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V, p. 125.

4) So fanden u. a. E. Schulze und W. Umlauft (Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V, p. [illegible]) in dem Keimwasser von Lupinen eine gewisse Menge von Aschenbestandtheilen und von organischen Stoffen und nach Detmer (Physiol. Unters. über den Keimungsprocess in Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik Bd. II, Heft 4, p. 18 des Separatabzuges) wurde Asparagin aus Lupinenwurzeln diosmiren.

5) Theorie der Gährung 1879, p. 97 und 105.

6) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1878 (4. Mai) p. 169.

Pflanze, dass getrocknete Pflanzentheile mit Funkensprühen verbrennen, und dass Salpeter, wenn es als einziges Salz der Pflanze in Lösung dargeboten war, reichlich und zwar in die Zellen aufgenommen wird, geht aus Versuchen von W. Wolf[1]) hervor. Es wurde in diesen die ansehnliche Aufnahme von Salpeter aus einer dargebotenen Lösung, sowie die Ansammlung dieses Salzes in den Versuchspflanzen (Feuerbohnen und Mais) constatirt, und dass der Salpeter fast ganz innerhalb der Zellen sich fand, ist daraus zu entnehmen, dass die Wurzeln nach Einstellen in reines Wasser nur Spuren von Salpeter an dieses zurückgaben. Ist nun hier der Salpeter als solcher durch die Plasmamembran gegangen, und unter welchen Bedingungen ist dieses möglich, werden zu dem Ende vielleicht in Wasser bestehende Molekularverbindungen zertrümmert, oder wird gar der Salpeter so zerlegt, dass innerhalb der Plasmamembran Kali und Salpetersäure, beides faktisch diosmirende Körper, sich getrennt bewegen? — diese und viele andere Fragen drängen sich auf, lassen sich aber nicht bestimmt beantworten. Es würde überflüssig sein, eine Reihe anderer Möglichkeiten anzuführen, da das Gesagte genügt, die derzeitige Sachlage zu kennzeichnen. Thatsächlich werden ja sehr viele organische und anorganische Körper in Zellen aufgenommen und aus diesen ausgegeben, aber es ist eine nur sehr beschränkte Zahl von Körpern, für welche bis dahin nach dem Erfolg direkter Experimente behauptet werden kann, dass sie wie Wasser, Säuren (auch Kohlensäure), sowie ätzende und kohlensaure Alkalien in der Form, wie sie in Lösung bestehen, durch die Plasmamembran in jedem Falle diosmiren.

Das Protoplasma besitzt aber durchaus nicht die Eigenschaft, nur die für die Pflanze nothigen und nützlichen Stoffe aufzunehmen, vielmehr finden in jenes beliebige Körper ihren Weg, sofern sie nur durch die Plasmamembran diosmiren. In der That werden die verschiedensten unnöthigen Elementarstoffe, wenn solche in dem Nährboden dargeboten waren, in der Pflanze gefunden, und für manche entbehrliche Körper, wie für die Carbonate von Lithium und Caesium, kann man den Eintritt in die lebende Zelle in gleicher Weise, wie für Kaliumcarbonat leicht nachweisen. Experimente, wie sie von Saussure[2]), Vogel[3]), Trinchinetti[4]) u. A. angestellt wurden, haben für uns wenig Bedeutung, da sie wohl das Eindringen unnöthiger Stoffe in das Innere einer Pflanze constatirten, indess nicht feststellten, ob auch in das Innere einer lebenden Zelle der fragliche Körper seinen Weg fand, und zudem wurde in diesen Versuchen sicherlich öfters eine Tödtung des Protoplasmas durch schädliche Stoffe herbeigeführt.

Theorie der Osmose. Indem ich hinsichtlich der Theorie der Osmose auf die physikalischen Handbücher und auf meine Osmotischen Untersuchungen verweise, beschränke ich mich hier auf einige gedrängte Angaben. Durch eine Membran — mag diese aus organisirten oder unorganisirten Körpern gebildet sein — kann ein flüssiger oder gelöster Körper nur dann diosmiren, wenn er imbibirt wird, und auf der Theorie der Imbibition basirt auch die Theorie der Diosmose. Ein gelöster Körper bringt aber, auch wenn er nicht imbibirt wird, noch osmotische Wirkung hervor, indem er in Contact mit einer Membran einen Wasserstrom bewirkt, welcher nach dem gelösten Stoffe hin gerichtet ist und durch die anziehende Wirkung veranlasst wird, welche dieser an der Contactfläche gegen das in der Membran und an deren Oberfläche vorhandene Wasser geltend macht. Da in künstliche Niederschlagsmembranen und ebenso in die Plasmamembran viele gelöste Stoffe nicht imbibirt werden, so ist bei Anwendung jener Membranen dieser einfachste Fall der Osmose häufig gegeben. Das Wesen der Osmose beruht also nicht darin, dass gleichzeitig zwei Körper nach entgegengesetzter Richtung eine Membran durchwandern, und von einem endosmotischen Aequivalent (ein Ausdruck für die Relation dieses Austausches, auf welchen vielfach zu viel Gewicht gelegt wurde) kann in jenem Falle nicht die Rede sein, in welchem nur Wasser durch eine Membran diosmirt.

Zur Durchwanderung einer Membran bieten sich für Wasser und gelöste Körper als Wege diejenigen Räume dar, in welche sie imbibirt werden. Innerhalb dieser ist natürlich die Beweglichkeit der Stofftheilchen ungleich gross, je nachdem diese durch die von den

1) Landwirthschaftliche Versuchsstationen 1864, Bd. VI, p. 220.

2) Rech. chimiq. s. l. végétation 1804, p. 247.

3) Erdmann's Journ. f. prakt. Chemie 1842, Bd. 25, p. 209.

4) Bot. Zeitg. 1845, p. 111. — Vgl. auch Lit. u. Versuche bei Dehérain, Annal. d. scienc. naturell. 1867, V, Bd. 8, p. 180.

Membrantheilchen ausgehenden Anziehungskräfte mehr oder weniger fest gebunden sind, und wenn in einer Membran Poren von solcher Weite vorhanden sind, dass diese nicht in ihrer ganzen Ausdehnung in den Bereich der von der Membransubstanz ausgehenden Molekularwirkung fallen, werden Wasser und gelöste Körper sich innerhalb eines solchen Porus wie in einer engen Capillare bewegen. Molekulare und kapillare Osmose dürften in einer Thierblase oder in einer vegetabilischen Zellhaut gleichzeitig von statten gehen, während in der Plasmamembran, wie in den meisten künstlichen Niederschlagsmembranen, wohl nur, oder wenigstens wesentlich molekulare Osmose zu Stande kommt. Falls ein festes oder auch ein gelöstes grösseres Körpertheilchen nur während seines Durchganges die Micellen der Plasmamembran weiter auseinanderdrängt, den Porus aber dabei so zu sagen verstopft, so hat ein solcher Durchtritt eine wesentlich andere Bedeutung als die Osmose durch fortbestehende kapillare Räume.

Bei Behandlung der Imbibition ist mitgetheilt, wie Wasser und ein gelöster Körper in einem anderen Verhältniss imbibirt werden, als sie in der Lösung gegeben waren, und da ja die Osmose durch die Imbibition geregelt wird, geht durch eine Membran eine relativ grössere Menge von Wasser in allen den Fällen, in welchen Wasser in bevorzugter Weise imbibirt wird. Es spricht sich dieses sowohl in dem endosmotischen Aequivalente aus, wie in der Abnahme des Salzgehaltes einer Lösung, welche durch eine Membran filtrirt wird. Da aber innerhalb der Wirkungssphäre der Micellen eine, mit dem Abstand bezüglich des Salzgehaltes veränderliche Zone besteht, so ist auch das Verhältniss, in welchem Salz und Wasser in dieser Zone ausgetauscht werden, veränderlich, und in gegebenen Fällen mögen die der Micelle nächsten Bezirke ganz frei von Salz sein. Ob neben dem unerlässlichen intermicellaren Austausch auch gelegentlich ein Durchgang durch die Micellen organisirter Körper vorkommt, hat mit Rücksicht auf unsere derzeitige Kenntniss der diosmotischen Vorgänge in der Pflanze zu wenig Bedeutung, um hier näher diskutirt zu werden. So gut wie indess Körper in die Constitution von Micellen eingeführt und aus diesen wieder entfernt werden können, ist die Möglichkeit des Durchganges eines Körpers durch die Micellen vorhanden, und unter Zuhülfenahme der früher erwähnten Schiessbaumwolle würde in der That Salpetersäure durch Cellulosemicellen befördert werden können. Mit Nägeli[1] kann ich deshalb einen osmotischen Durchgang durch die Micellen nicht für unzulässig halten, auch nicht für Wasser, welches eben nicht immer fest gebunden ist, vielmehr zuweilen leicht abgespalten werden kann. Dass solches auch durch wasserentziehende Mittel möglich ist, können Cobaltsalze beweisen, welche durch ihre Farbenänderung den Verlust an Krystallwasser unmittelbar anzeigen.

Die diosmotischen Eigenschaften der Cuticula und des Korkes.

§ 10. Die Zellwände sind nicht in gleicher Weise für Wasser durchlässig, und insbesondere sind Cuticula und Kork für Wasser schwieriger permeabel[2]. Doch scheinen diese niemals die Fähigkeit, Wasser zu imbibiren, ganz eingebüsst zu haben, und wo längere Zeit verstreicht, ehe ein Durchdringen von Wasser bemerklich ist, dürfte die Ursache darin liegen, dass Ueberzüge von wachsartigen oder harzartigen Stoffen zunächst eine Benetzung verhinderten.

Die Imbibitionsfähigkeit ist aber für verkorkte und cuticularisirte Wände spezifisch verschieden, und insbesondere ist für die Cuticula leicht zu constatiren, wie diese an submersen und auch an den zeitlebens im Boden bleibenden Pflanzentheilen meist wesentlich leichter Wasser und gelöste Körper passiren lässt, als die Cuticula an oberirdischen Pflanzentheilen. Auch für Kork ist ein solcher Unterschied wahrscheinlich, jedoch bis dahin noch nicht genau

1) Theorie der Gährung 1879, p. 132.

2) Ueber Cuticula und Kork, sowie deren Vorkommen siehe de Bary, Vergl. Anatomie 1877, p. 77 und 114.

genug untersucht. Die erwähnte Differenz der Cuticula steht nun offenbar in Zusammenhang damit, dass an den submersen und im Boden befindlichen Theilen nicht oder nur in geringem Grade wachsartige und harzartige Stoffe eingelagert sind, während solche Einlagerungen an den in Luft befindlichen Theilen vielleicht niemals fehlen.

Wie für Wasser sind Cuticula und Kork sicher für viele gelöste Stoffe gleichfalls weniger durchlässig als andere Zellhäute, doch kann man nicht von vornherein behaupten, dass solches allgemein zutrifft, und entscheidende Untersuchungen gibt es nicht. Denn wenn auch Wasser gar nicht imbibirt wird, können ja deshalb doch noch andere Stoffe diosmiren, wie z. B. ein aus einer Kautschuckhaut gebildeter Ballon lehren kann, aus welchem Alkohol und Kohlensäure ihren Weg finden, wenn diese in wässriger Lösung eingefüllt wurden. Der Durchgang von Kohlensäure und manchen anderen Gasen scheint in der That, nach später mitzutheilenden Untersuchungen, nicht in dem Maasse wie der Durchgang von Wasser gehemmt zu sein. Doch dürften die für die Pflanze in Betracht kommenden Gase durchgehends schneller durch eine viel Wasser aufnehmende Membran passiren, als durch die nur weniger quellungsfähigen cuticularisirten und verkorkten Wände.

Im Allgemeinen werden Cuticula und Kork den Zutritt von Wasser und gelösten Stoffen zu dem Protoplasma mehr oder weniger verlangsamen, doch dürften alle diejenigen Körper, welche durch die Plasmamembran diosmiren, auch immer ihren Weg durch benetzte cuticularisirte und verkorkte Wandung finden. Bestimmte Untersuchungen in dieser Richtung fehlen, und so lässt sich auch nicht sagen, ob es Körper gibt, welche wohl durch gewöhnliche Zellwandungen, aber nicht durch Cuticula und Kork diosmiren. Uebrigens ist bekannt, dass die Epidermiszellen nur nach einer Seite hin cuticularisirte Wandung zu besitzen pflegen.

Die Durchlässigkeit so mächtiger Cuticula, wie sie die Blätter von Ilex aquifolium und Buxus sempervirens besitzen, lässt sich sehr einfach demonstriren, indem man auf die spaltöffnungsfreie Oberseite etwas Kochsalz oder Zucker bringt und diese Stoffe mit etwas Wasser anfeuchtet. Bei Aufenthalt in einem dampfreichen Raume zeigt nach einigen Stunden, sicher im Verlauf eines Tages, die Lösung der genannten Stoffe und die allmähliche Vermehrung der Flüssigkeit den diosmotischen Durchtritt von Wasser an. Ein solcher ist auch auf gleiche Weise für die mehrschichtige Korklage der Kartoffel festzustellen. Dieses einfache Experiment ist entscheidender als alle Versuche, welche mit abgetrennten Hautstücken angestellt sind, sei es dass an diesen die Durchlässigkeit für Wasser durch Druckfiltration oder durch osmotische Wirkungen controlirt wurde. Derartige Versuche wurden u. a. von Hofmeister[1]), Eder[2]) und Zacharias[3]) angestellt. Ohne näher auf diese Versuche und ihre Ausführung einzugehen, erwähne ich nur, dass in den ausgedehnteren Experimenten Eder's Korklamellen zuweilen erst nach längerer Zeit eine osmotische Durchsaugung von Wasser ergaben, wobei ich unentschieden lassen muss, ob der Grund in mangelhafter Benetzung oder in anderen Ursachen zu suchen ist. Die Durchlässigkeit für Wasser ergibt sich auch daraus, dass selbst da noch Wasserdampf abgegeben wird, wo ein anderer Weg als durch mächtige Cuticula oder durch ansehnliche Korkschicht unmöglich ist. (Näheres im Kapitel Transpiration.) Weiter lehrt das Austrocknen schon verkorkter Zellen den Durchgang von Wasser oder Wasserdampf, und bekanntlich zeigt auch Flaschenkork bei

1) Pflanzenzelle 1867, p. 238.
2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 258.
3) Bot. Zeitg. 1879, p. 644.

längerem Verweilen in Wasser ein merkliches Aufquellen, welches ja nur von einer gewissen Imbibition der Wandung herrühren kann.

Wie Wasser durch submerse Pflanzentheile, sowie durch jüngere Wurzeln schneller diosmirt, geht schon aus dem weit schnelleren Welken hervor, welches solche Pflanzentheile in der Luft ergeben, und kann bei Aufsetzung von etwas Salz aus dem weit schnelleren osmotischen Wasseraustritt leicht ersehen werden. Auch lässt augenscheinlich die Cuticula gewisser Pollenkörner ziemlich schnell Wasser passiren, da zuweilen bald nach Einbringen in Wasser Zersprengen durch osmotische Druckkraft erfolgt.

Der osmotische Durchgang von Salzen lässt sich an geeigneten Objekten aus der Contraction des Protoplasmakörpers entnehmen, wobei sich ergibt, dass insbesondere die Cuticula an Luft befindlicher Pflanzentheile viel weniger leicht gelöste Körper hindurchlässt, als die submerser Pflanzentheile. Auch kann man in den Staubfadenhaaren von Tradescantia und in den Drüsenhaaren des Blattes von Drosera aus den Reaktionen, welche Ammoniak im Zellsaft hervorruft, sehr schön ersehen, wie dieser Körper viel schneller durch nicht cuticularisirte Zellhäute diosmirt.[1]

Die osmotische Druckkraft in der Zelle.

§ 11. Die in der Zelle gelöst vorhandenen Stoffe erzeugen in Contact mit der Plasmamembran eine osmotische (hydrostatische) Druckkraft, vermöge welcher zunächst die äussere Plasmamembran an die Zellwand angepresst wird, welcher ja bekanntlich in vegetirenden Zellen normalerweise eine Schicht von Wandprotoplasma innig angeschmiegt ist. Nicht die Zellhaut, sondern die Qualität der Plasmamembran ist bestimmend für die osmotische Wirkung, welche gelöste Inhaltsstoffe hervorbringen, doch können so hohe osmotische Druckkräfte, wie sie thatsächlich bestehen, nur zu Stande kommen, indem die genügend resistente Zellhaut als Widerlage dient. Denn gemäss seiner geringen Cohäsion wird ja das Protoplasma auch schon durch eine geringe, von Innen her wirkende Kraft gedehnt und eventuell zersprengt werden; in Primordialzellen können deshalb auch, sofern nicht etwa grössere Cohäsion dem Protoplasma zukommt, einigermaassen erhebliche osmotische Druckkräfte, resp. gelöste Körper, die solche zu erzeugen vermögen, nicht vorhanden sein. Die Zellhaut hat natürlich eine dem von Innen her wirkenden Drucke entsprechende Gegenwirkung auszuüben und wird dabei nach Maassgabe des wirksamen Zuges und ihrer Cohäsionsverhältnisse gedehnt, resp. zerrissen, wenn ihre Festigkeit nicht genügend ist, wie letzteres u. a. manche Pollenkörner beim Einlegen in reines Wasser zeigen. Durch diese Spannung zwischen Haut und Inhalt, welche als Turgor bezeichnet wird, erlangt die Zelle eine gewisse Straffheit aus den gleichen Gründen, welche eine Thierblase straff werden lassen, wenn Wasser gewaltsam in diese gepresst wird.[2]

Das osmotische System in einer Zelle kann eine Niederschlagsmembran versinnlichen, welche gegen eine poröse Thonzelle (oder Thierblase) angepresst ist, die der Niederschlagsmembran, wie in der Pflanzenzelle die Zellhaut der angrenzenden Plasmamembran, als Widerlage dient. Mit solchen auf poröse Thonzellen aufgelagerten Niederschlagsmembramen konnte ich die Druckkraft prüfen, welche durch osmotische Wirkung einer eingefüllten Lösung zu Wege kommt, und diese Druckkraft würde natürlich unverändert bleiben, wenn eine

---

1) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 199.

2) Vgl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 1877, II. Aufl., p. 404.

aus einer Niederschlagsmembran gebildete und mit gleicher Lösung gefüllte kleinere Zelle frei schwebend in dem Innern des Apparates sich befände. Auf der Membran der frei schwebenden Zelle lastet aber kein einseitiger Druck, weil beiderseitig sich Lösungen gleicher osmotischer Leistung befinden. Wenn dieses nicht zuträfe, z. B. die innere Lösung weniger wirksam wäre, würde aus der frei schwebenden Zelle so lange Wasser diosmiren, bis die innerhalb dieser befindliche Lösung des nicht diosmirenden Körpers durch Concentration die entsprechende osmotische Wirksamkeit erlangte. Ein solches System zweier in einander geschachtelter Plasmamembranen ist nun auch die Pflanzenzelle (vgl. Fig. 3 p. 34), und es ändert am Wesen der Sache nichts, ob der Protoplasmakörper nur eine Wandschicht bildet, oder Stränge und Bänder desselben den Binnenraum der Zelle durchsetzen. Ohne weiteres ist es auch klar, dass das osmotische System um eine weitere eingeschachtelte Membran vermehrt wird, wenn von einer Niederschlagsmembran umgrenzte Tropfen einer Gerbsäurelösung im Zellsaft vorhanden sind.

Mit der Thatsache, dass die im Protoplasma gelösten Stoffe nicht in den Zellsaft diosmiren, ist die Existenz des bezeichneten osmotischen Systems erwiesen, denn gelöste Stoffe müssen jedenfalls osmotische Wirkungen hervorbringen, welcher Art auch die Mittel sind, welche, trotz Austausch von Wasser, ihren Uebergang in die Umgebung verhindern.[1] Fehlten osmotische Leistungen im Protoplasma, so würde dasselbe mit dem vollen Druck, welchen osmotische Wirkungen im Zellsaft erzielen, zwischen diesen und die Zellhaut zusammengequetscht, hätte also öfters eine Pressung von 10 und mehr Atmosphären auszuhalten. Mit dem Vorhandensein osmotisch wirksamer Stoffe im Protoplasma fällt diese Compression aber hinweg, und nur auf der an die Zellhaut gelagerten Plasmamembran lastet, analog wie auf der an die Thonzelle angeschmiegten Niederschlagsmembran, der volle Druck, welcher durch osmotische Wirkungen in der Zelle zu Stande kommt. Allerdings müssen nicht auf beiden Seiten des Zellsaft und Protoplasma trennenden Hyaloplasmahäutchens ganz gleiche osmotische Leistungen vorhanden sein, da das Protoplasma vermöge seiner Imbibitionskraft einem gewissen Ueberdruck von Seiten des Zellsaftes das Gleichgewicht halten kann. Imbibitionskraft und osmotische Leistung steigern sich natürlich gleichzeitig, wenn etwa im Zellsaft ein vermehrter hydrostatischer Druck entsteht und das dieserhalb comprimirte Protoplasma Wasser verliert.

Dass die osmotische Leistung der in der Zelle gelösten Stoffe nicht von der Zellhaut abhängt, bedarf nach dem Gesagten keiner besonderen Argumentation. Uebrigens geht es auch schlagend bei jeder Tödtung des Protoplasmas daraus hervor, dass der Turgor sofort sinkt, obgleich zunächst die gelösten Stoffe noch innerhalb der Zellhaut vorhanden sind und in Contact mit dieser osmotische Wirkungen erzielen können. Ebenso sinkt die osmotische Druckkraft augenblicklich, wenn in der einer Thonzelle aufgelagerten Niederschlagsmembran irgend ein Riss entsteht.

Wird ein gelöster Körper durch Imbibition in die Zellhaut in Contact mit der anliegenden Plasmamembran gebracht, so wird, entsprechend der osmo-

1) Auch die Vacuolenbildung in den in Wasser gebrachten Protoplasmamassen zeigt die osmotische Wirkung gelöster Inhaltsstoffe an.

tischen Leistung dieses, der Turgor vermindert oder gänzlich aufgehoben. In letzterem Falle wird der Protoplasmakörper in bekannter Weise so weit contrahirt, bis durch die steigende Concentration des Inhaltes eine der osmotischen Leistung der Aussenlösung gleiche Gegenwirkung erreicht ist; — diese Contraction durch Lösungen hat de Vries[1]) Plasmolyse genannt. Natürlich verliert bei solcher Einwirkung zunächst das Protoplasma Wasser, welches dann, des gestörten Gleichgewichtes halber, dem Zellsaft und allen mit einer Plasmamembran abgegrenzten Theilen (auch bis zu gewissem Grade imbibirten festen Körpern) entzogen wird. Das relative Volumen der so abgegrenzten Theile ändert sich aber auch dann, wenn durch eine Thätigkeit des Organismus, überhaupt durch irgend eine Ursache, nur im Protoplasma oder nur im Zellsaft der osmotische Werth der gelösten Stoffe variirte. Solche Variationen müssen im Organismus sehr gewöhnlich herbeigeführt werden, indem z. B. aus löslichen unlösliche Körper entstehen, und umgekehrt, oder indem aus einem gelösten Stoffe ein anderer gelöster Körper von höherer oder geringerer osmotischer Leistung hervorgeht.

Wie in künstlichen Niederschlagsmembranen, erzeugen auch in der Plasmamembran schon verdünnte Lösungen krystalloider Körper sehr hohe Druckkräfte, während die Lösungen colloidaler Körper relativ sehr wenig leisten. Deshalb ist zur Erzielung gleichstarker Contraction des Protoplasmas von einem Krystalloidkörper eine verdünnte, von einem Colloidkörper eine weit concentrirtere Lösung nöthig, und der concentrirten Colloidlösung in einem Gerbsäuretropfen hält bei Mimosa pudica der viel verdünntere Zellsaft das Gleichgewicht. Da letzterer zumeist Krystalloidkörper (mit oder ohne Colloide) gelöst enthält, so würde dieserhalb im Protoplasma eine concentrirte Lösung colloidaler Proteinstoffe bestehen können, doch ist bis dahin nicht sicher gestellt, in welchem Maasse gelöste Eiweissstoffe im Protoplasma enthalten sind, und welchen Antheil andere gelöste Stoffe an der osmotischen Leistung des Protoplasmas haben.

Im Anschluss an die Diosmose wurden hier die osmotischen Druckwirkungen behandelt, deren Kenntniss zur Einsichtnahme in den innerhalb der Zelle herrschenden Zustand nothwendig ist. Zudem kommen diese Druckzustände, wie für die verschiedensten Vorgänge, so auch für den Stoffaustausch in Betracht, und u. a. ist die begrenzte Wasseraufnahme in die ganze Zelle, ebenso in das Protoplasma oder den Zellsaft, von dem geschilderten osmotischen Systeme abhängig. Es ergibt sich aus obigem auch, warum eine Vacuolenbildung wohl in dem aus der Zelle in Wasser tretenden Protoplasma stattfindet, indess sowohl innerhalb der Zelle, als auch dann unterbleibt, wenn an Stelle des Wassers eine Salzlösung geeigneter Concentration angewandt wird.

Eine kurze Darstellung der physikalischen Verhältnisse, welche es bedingen, dass innerhalb der Zellen schon verdünnte Lösungen sehr hohe osmotische Druckkräfte erzeugen, dürfte hier geboten sein, da die bedingenden Ursachen erst durch meine Experimente mit Niederschlagsmembranen aufgedeckt wurden, und die Resultate dieser aus jüngerer Zeit stammenden Untersuchungen noch nicht ihren Weg in die gebräuchlichen physikalischen Handbücher finden konnten. Uebrigens kann ich mich hier kurz fassen und bezüglich des Näheren auf meine »Osmotischen Untersuchungen 1877« verweisen.

Der von mir angewandte Apparat ist median halbirt in Fig. 6 dargestellt. Auf die Innenseite der porösen Thonzelle *z* wurde die Niederschlagsmembran — ich benutzte meist solche aus Ferrocyankupfer — aufgelagert. In diese Thonzelle ist mittelst Siegellack der Glascylinder *v* und in diesen wieder das Glasrohr *t* eingekittet, in welches mit Hülfe von

1) Unters. über die mechan. Ursachen der Zellstreckung 1877, p. 10.

Kautschuckkorken das Luftmanometer *m*, sowie ein capillar ausgezogenes Glasrohr *g* eingesetzt sind. Letzteres wurde an der Spitze zugeschmolzen, nachdem der ganze Apparat mit der auf ihre osmotische Wirkung zu prüfenden Flüssigkeit gefüllt war. Auf die viel Sorgfalt erfordernde Auflagerung der Niederschlagsmembran kann hier nicht weiter eingegangen werden.

In Contact mit der Membranfläche bewirken gelöste Körper, gleichsam wie eine Pumpkraft, wenn sie nicht diosmiren, nur einen Wassereinstrom, während in Folge des so im Inneren der Zelle entstehenden Druckes, und zwar proportional diesem, Wasser nach Aussen filtrirt. Bei Gleichheit von Einstrom und Ausstrom ist die endliche Druckhöhe erreicht, welche für einen Körper am höchsten ausfällt, wenn er durch die angewandte Membran nicht diosmirt. Denn wenn die Lösung in die Membran imbibirt wird, so wird ein Porus, in welchen dieselbe unverändert eindringt, für den osmotischen Wassereintrieb gar keine Bedeutung haben, während der in der Zelle entstehende Druck durch einen solchen Porus Wasser nach aussen treibt. Zudem wird in dem Porus, wenn dieser weit genug ist, eine Wasserströmung wie in einer engen Capillare entstehen, welche natürlich in hohem Grade deprimirend auf die Druckhöhe wirken muss. Aus dem Gesagten ergibt sich auch leicht, warum die Druckhöhe auch dann herabgedrückt werden muss, wenn eine Salzlösung nur in verdünntem Zustand in die Membran imbibirt wird. Diosmirt ein Körper nicht, so hat die Dicke der Membran keinen Einfluss auf die Druckhöhe, da ja die Schnelligkeit der Wasserbewegung in gleichem Maasse bei Einströmung wie bei Ausströmung beeinflusst wird. Der Filtrationswiderstand vergrössert sich aber erheblich mit der Dicke der Membran, und nach jenem kann demgemäss die Bedeutung einer Membran für osmotische Druckhöhe nicht abgeschätzt werden (wie das wiederholt geschehen ist), ja selbst eine Erweiterung oder Verengerung der intermicellaren Räume ändert (cet. paribus) den Turgor nicht, so lange eine Diosmose des wirkenden Körpers durch solche Veränderungen nicht eingeleitet wird. Einfluss auf die Druckhöhe hat aber auch, wenn ein Körper nicht diosmirt, die Qualität der Membran, indem an der Contactfläche, nach Maassgabe der Anziehungskraft zwischen Membrantheilchen und gelöstem Körper, eine in der Concentration veränderliche Uebergangszone, die Diffusionszone, sich bildet, deren Constitution für die Ausgiebigkeit der osmotischen Pumpkraft von Bedeutung ist. Aus diesen und anderen Gründen steht die Zunahme der osmotischen Druckhöhe nicht in einem einfachen Verhältniss zur Concentration der wirkenden Lösung.



Fig. 6.

Die osmotische Pumpkraft, somit auch die Druckhöhe, fallen für nicht diosmirende Körper, abgesehen von dem durch die Constitution der Diffusionszone geübten Einfluss, im Allgemeinen um so höher aus, je schneller ein Körper in Wasser diffundirt. Deshalb leisten die Krystalloide unverhältnissmässig mehr, als die nur langsam diffundirenden Colloide, welche überhaupt im gelösten Zustand nur geringere Affinität zum Wasser besitzen. Bei Anwendung von Ferrocyankupfermembran fand ich für einprocentige Lösungen folgende, durch die Höhe einer Quecksilbersäule ausgedrückte Druckhöhen: Arabisches Gummi = 6,5 cm, Rohrzucker = 47,1 cm, Kalisalpeter = 175,8 cm, Kalisulfat = 192,3 cm. Für die beiden letzteren Körper ist die maximale Druckhöhe nicht erreicht, weil sie merklich durch die Niederschlagsmembran diosmirten. In Pergamentpapier, Thierblase und sicher auch in vegetabilischer Zellhaut ergeben Krystalloide nur geringe Druckwerthe, weil sie sehr stark diosmiren, während die nicht oder schwach diosmirenden Colloide der maximalen Druckhöhe genäherte Leistungen zu Stande bringen. So fand ich (l. c. p. 73) bei Anwendung von Pergamentpapier für 6procentige Lösung von flüssigem Leim 21,3 cm, von Salpeter 20,4 cm Quecksilberdruck, während dieselben Lösungen in Ferrocyankupfermembran 23,7 cm, resp. mindestens 700 cm Druck ergeben.

Durch die Plasmamembran diosmiren bekanntlich selbst die meisten Krystalloide nicht

und selbst für Salpeter und Kalisulfat, welche immerhin merklich durch Ferrocyankupfermembran wandern, konnte direkt ein Eindringen in das Protoplasma bisher nicht nachgewiesen werden. Unter solchen Umständen müssen nun auch nach Obigem unbedingt Krystalloide in der Plasmamembran höhere osmotische Wirkungen erzielen als Colloide, und dieses wird auch dadurch bestätigt, dass schon verdünnte Lösungen krystalloider Körper eine Contraction eines Protoplasmakörpers erzeugen, welche in gleichem Maasse erst bei Anwendung viel concentrirterer Lösungen colloidaler Körper erreicht wird. Aus der zur Contraction nöthigen Concentration einer Lösung kann natürlich nicht ohne weiteres auf die in Zellen thatsächlich bestehenden Druckkräfte geschlossen werden. Wenn nun nach den Untersuchungen an künstlichen Niederschlagsmembranen (welche ich übrigens anstellte, um das Zustandekommen der aus anderen Verhältnissen erschlossenen hohen osmotischen Druckkräfte in der Zelle zu erklären), mit voller Sicherheit behauptet werden kann, dass innerhalb der Zellen unter Umständen sehr hohe osmotische Druckkräfte bestehen müssen, so lässt sich doch die Grösse dieser Druckkraft nicht genau nach der osmotischen Wirkung abschätzen, welche in einer künstlichen Niederschlagsmembran eine Lösung erzielt, die den Turgor einer Zelle gerade aufzuheben vermochte. Denn die Druckhöhe ist ja auch bis zu einem gewissen Grade von der Qualität der Membran abhängig und würde für denselben Körper nicht in jeder Zelle gleich ausfallen müssen, wenn die Plasmamembranen nicht in jeder Pflanze und zu jeder Zeit identischen Werth haben sollten, was sich bei der derzeitigen Sachlage weder behaupten noch verneinen lässt.

Eine ganz genaue Ermittlung der in gegebenen Zellen bestehenden osmotischen Druckkraft und, was wichtiger, der osmotischen Druckleistung, welche bekannte Lösungen in der Plasmamembran erzielen, fehlt noch. Das Vorhandensein hoher osmotischer Druckkräfte ergibt sich aber aus Bestimmung der Dehnkräfte, welche durch osmotische Leistungen zu Stande kommen. Durch Ermittlung des Gewichtes, welches zur Wiederausdehnung eines gereizten oder seines Turgors beraubten Staubfadens von Cynara Scolymus nöthig war, fand ich, dass in den Zellen ein Druck von mehr als 1 Atmosphäre bestehen muss.[1]) In dem Gelenke des Hauptblattstieles einer Mimosa pudica nimmt der Turgor gewisser Zellen mindestens um 5 Atmosphären bei einer Reizbewegung ab, ohne deshalb gänzlich aufgehoben zu werden, und in Bohnengelenken sind Bewegungskräfte thätig, welche ganz oder wenigstens wesentlichst osmotischen Wirkungen entspringen und auf eine Turgorkraft von mindestens 7 Atmosphären schliessen lassen.[2]) In Zellen junger Blüthenstiele von Froelichia floridana, Thrincia hispida und Plantago amplexicaulis würde eine Turgorkraft von 3, $4^1/_2$, resp. $6^1/_2$ Atmosphären nach Bestimmungen von de Vries[3]) bestehen, welche ausgeführt wurden, indem das Gewicht ermittelt wurde, das nöthig war, um die ihres Turgors beraubten Blüthenstiele auf die frühere Länge auszudehnen. Nach einem Experimente von N. J. C. Müller[4]) muss die osmotische Druckkraft in Zellen des Markes von Helianthus mindestens $13^1/_2$ Atmosphären betragen. Denn ein entsprechender Druck musste angewandt werden, um das isolirte und mit Wasser in Berührung gebrachte Mark auf der Länge zu erhalten, welche es im Stengel gehabt hatte. Auch der im Weinstock eine Atmosphäre erreichende oder etwas übersteigende Blutungsdruck zeigt, dass eine jedenfalls höhere Druckkraft in den wirksamen Zellen besteht. Wenn nun aber in dem Gelenke einer Mimosa durchschnittlich schon eine 6—10 procentige Zuckerlösung ausreicht, um den Turgor aufzuheben, so kann man daraus entnehmen, eine wie gewaltige osmotische Druckkraft in zuckerreichen Zellen der rothen Rübe bestehen muss, von denen manche erst bei Anwendung einer 27 proc. Zuckerlösung ihres Turgors beraubt werden. Uebrigens sind sämmtliche obige Bestimmungen nur geeignet, die Existenz eines hohen Turgors darzuthun, geben aber kein so weit sicheres Maass, dass die Feststellung der zur Aufhebung des Turgors nöthigen Concentration einer Salzlösung einen brauchbaren Rückschluss auf deren osmotische Leistung in der Plasmamembran liefern könnte.

Wie die Krystalloide im Allgemeinen eine um so ansehnlichere osmotische Wirkung in Contact mit der Plasmamembran entwickeln, je schneller sie in Wasser diffundiren, ergibt

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 122. Vgl. meine Osmot. Unters. p. 179.
2) Pfeffer, D. period. Beweg. d. Blattorgane 1875. p. 105 u. 111.
3) Unters. ü. d. mech. Ursachen der Zellstreckung 1877, p. 118.
4) Bot. Unters. Bd. 1, Heft 2, (1872), p. 53.

sich aus der Concentration der respektiven Lösungen, welche angewandt werden müssen, um eine beginnende Contraction des Protoplasmas an demselben Objekte zu erzielen. Zu solchem gleichen Erfolge waren bei Untersuchungen von de Vries[1] mit rother Rübe Lösungen von folgendem procentischen Gehalte nöthig: Rohrzucker 27—28%, Magnesiasulfat 26—28%, Natronsulfat 17—18%, Natronsalpeter, sowie Kalisalpeter 6—7%, Chlorkalium 4—5%, Chlornatrium 3—4%. Ebenso fand de Vries[2] für Parenchymzellen des Markes und der Rinde junger Blüthenstiele von Cephalaria leucantha beginnende Contraction bei Anwendung von 20—30 proc. Rohrzuckerlösung und ungefähr 5 proc. Salpeter und Kochsalzlösung.

In der Pflanzenzelle bringen alle gelösten Stoffe jedenfalls eine gewisse osmotische Leistung zu Wege, welche indess selbst bei Vorhandensein erheblicher Mengen von Eiweissstoffen, Gummi und andern Colloiden relativ gering ist, auch Zucker leistet bei gleicher Menge ungleich weniger als leichter diffundirende Körper, von denen in den Pflanzenzellen Salze anorganischer und organischer Säuren, auch wohl gewisse Mengen freier organischer Säuren vorkommen. Gerade die in der Pflanze allgemeiner verbreiteten Säuren, wie Weinsäure, Aepfelsäure, Citronensäure, Essigsäure und deren Salze mit Alkalien, auch so weit löslich mit alkalischen Erden, sind leicht diffundirende Körper und bringen hohe osmotische Druckwirkungen hervor, wie u. a. von mir[3] in Ferrocyankupfermembran angestellte Versuche mit weinsaurem Natronkali und Ammoniumacetat zeigen, Versuche, nach denen insbesondere Ammoniumacetat, jedoch auch das weinsaure Natronkali (mit Berücksichtigung des Wassergehaltes) mehr leisten als Kalisalpeter und Kalisulfat. Der Antheil, welchen ein bestimmter Körper an dem faktisch in einer Pflanzenzelle bestehenden Turgor hat, ist spezifisch verschieden und wechselt, wie die löslichen Inhaltsstoffe einer Zelle, mit der Entwicklung und überhaupt der Thätigkeit der Zelle. Ist u. a. viel Zucker vorhanden, so kann natürlich die osmotische Druckwirkung, welche dieser erzeugt, ansehnlicher sein, als die Wirkung aller übrigen Stoffe zusammengenommen. Wo indess, wie in wachsenden Parenchymzellen des Markes und der Rinde oder in parenchymatischen Zellen der Bewegungsgelenke an Bohnenblättern, bei hohem Turgor nur verdünntere Lösungen in dem Zellsaft vorhanden sind, muss der osmotische Druck hauptsächlich durch Stoffe hoher osmotischer Leistungsfähigkeit erzeugt werden. Offenbar sind hier wesentlich wirksam die Salze, welche beim Verdampfen aus einem Tropfen Zellsaft auf einer Glasplatte herauskrystallisiren, und unter diesen fehlen, so weit meine eigenen Untersuchungen ein Urtheil gestatten, nie Salze organischer Säuren (mit Ammoniak, Kali, Magnesia), doch sind zuweilen auch Salze anorganischer Säuren in relativ grosser Menge vorhanden. Insbesondere habe ich auch Salpeter und Kochsalz, deren reichliches Vorkommen in manchen Pflanzensäften bekannt ist, im Zellsaft mancher Pflanzen in ansehnlicher Menge nachweisen können. Es ist eine einseitige Auffassung, wenn de Vries[4] allgemein den Löwenantheil für Erzeugung des Turgors organischen Säuren und deren Salzen zuweist, und wenn anorganische Salze nur geringe Bedeutung haben sollen, so steht diese Meinung mit den bekannten Thatsachen da im Widerspruch, wo u. a. Salpeter und Kochsalz in Zellen faktisch in erheblicher Menge vorhanden sind. Auch sind die Schwankungen des Turgors nicht von vornherein allein auf Veränderungen der organischen Säuren zu schieben, denn auch andere Stoffe werden in der Pflanzenzelle in Stoffmetamorphosen hineingezogen, und welche besonderen Vorgänge die plötzlichere Senkung des Turgors bei der Reizbarkeit und anderen Vorgängen erzielen, kann in jedem Falle nur durch besondere Experimente entschieden werden, da von den verschiedenen Möglichkeiten nicht bei jeder Reaktion dieselben Faktoren wirken müssen. Sofern es sich um eine plötzliche Veränderung in der osmotisch wirksamen Substanz handelt, liegt es übrigens am nächsten, wie ich das auch in meinen Osmotischen Untersuchungen (p. 83 u. 185) andeutete, an eine Bildung complexer Molekülverbindungen, resp. an eine Zertrümmerung solcher zu denken. Ueber die osmotische

1) S. l. perméab. du protopl. d. betteraves rouges. Archiv. Néerland. 1871, Bd. 6, Septzg. p. 7.

2) Untersuch. ü. d. mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 49.

3) Osmot. Unters. p. 91.

4) Bot. Ztg. 1879, p. 848.

Wirksamkeit solcher Gemische, welche eine Verbindung nicht eingehen, ist das derzeit Bekannte in meiner citirten Arbeit (p. 67) zu finden.

In historischer Beziehung bemerke ich, dass Nägeli, welcher zuerst die diosmotischen Eigenschaften des lebendigen Protoplasmas in ihrer vollen Bedeutung würdigte, auch das Zustandekommen des Zellenturgors durch die osmotische Wirkung der im Zellsaft gelösten Stoffe in bekannter klarer Weise darlegte.[1] Wie schon Nägeli, hat in noch bestimmterer Weise Sachs[2] die Bezeichnung Turgescenz für die Spannung zwischen Zellhaut und Zellinhalt reservirt, während Hofmeister[3], bei übrigens unklaren Vorstellungen über die Bedeutung osmotischer Druckkraft, die Steifheit (Elastizität), welche imbibirte Zellhäute an sich bieten, Turgor nannte. Durch meine eigenen Untersuchungen wurde dann, wie schon früher bemerkt, die Plasmamembran als diosmotisch maassgebende Schicht erkannt, und damit das erweiterte Bild über das osmotische System in der Zelle gewonnen, wie es hier entwickelt wurde. Ebenso gelang es mir, die physikalischen Ursachen zu ermitteln, vermöge welcher schon verdünnte Lösungen der Krystalloide sehr bedeutende osmotische Druckkräfte erzeugen.

Das quantitative Wahlvermögen.

§ 12. In jeder Pflanze und in jeder Zelle ist eine Quantität organischer Stoffe vereinigt, welche theilweise zum Aufbau der Zellhaut und des Protoplasmakörpers dienen, theilweise in flüssiger oder fester Form innerhalb der Zelle oder in anderweitigen Räumen des Pflanzenkörpers vorhanden sind. Dabei führen öfters benachbarte Zellen ganz verschiedene Inhaltsstoffe, mögen wir Stoffe in's Auge fassen, welche als solche zugeführt wurden oder durch Stoffmetamorphosen in der Pflanze ihren Ursprung nehmen. Die ganze Pflanze, wie die einzelne Zelle, treffen somit eine Auswahl unter den ihnen gebotenen Stoffen, und dieses Wahlvermögen ist durch spezifische Eigenschaften und Thätigkeiten der ganzen Pflanze und ihrer einzelnen Theile bestimmt. Am auffallendsten tritt uns das Wahlvermögen entgegen, wenn wir die Aufnahme von Aschenbestandtheilen in Landpflanzen oder in Wasser untergetauchte Pflanzen ins Auge fassen. Aus reinem Wasser, welches ja überhaupt nur eine sehr verdünnte Lösung ist, werden verhältnissmässig grosse Mengen Aschenbestandtheile in der Pflanze aufgespeichert. Dabei werden von einem Körper relativ sehr grosse, von einem andern Körper geringere oder vielleicht kaum nachweisbare Mengen in der Pflanze festgehalten, kurz die umgebende Lösung bestimmt durchaus nicht Quantität und Relation, in welcher Stoffe in die Pflanze eintreten. Die Abhängigkeit dieser Stoffaufnahme von Eigenschaft und Thätigkeit der Pflanzen spricht sich schlagend darin aus, dass die Asche zweier verschiedener, aber in demselben Wasser gewachsener Pflanzen sowohl der Quantität, als der Zusammensetzung nach weitgehende Differenzen zeigen kann.

Fassen wir die Bestandtheile der Luft in's Auge, so tritt auch hier wieder ein Wahlvermögen entgegen, indem der Stickstoff überhaupt nicht nutzbar für die Pflanze ist, die Kohlensäure nur von grünen Pflanzen, sofern diese beleuchtet sind, in grossen Mengen aufgenommen und zu organischer Substanz verarbeitet wird. Der Sauerstoff wird zwar in reichlicher Menge in alle Pflanzen gezogen, jedoch mit der als Produkt der Athmung entstehenden Kohlensäure zumeist wieder ausgeschieden und liefert so ein Beispiel, dass nicht jedes in

1) Pflanzenphysiol. Unters. v. Nägeli u. Cramer 1855, Heft I, p. 23 ff.
2) Lehrbuch, 4. Aufl., 1877, p. 757.
3) Pflanzenzelle 1867, p. 267.

der Pflanze funktionirende Stofftheilchen in derselben zurückgehalten wird. Gleiches gilt ja auch für das in reichlicher Menge durch die Pflanze circulirende Wasser, und von andern Fällen nenne ich hier nur noch die Hefezelle, in welche Zucker aufgenommen, als Produkt der Gährung entstehender Alkohol aber ausgeschieden wird. Wie die Hefezelle aus der sie umgebenden Flüssigkeit, so nimmt eine im Gewebe eingeschlossene Zelle aus ihrer Umgebung nach Maassgabe ihrer Eigenschaften und Thätigkeit grössere oder kleinere Mengen der Stoffe auf, welche ihr als Produkte der Nachbarzellen oder durch deren Vermittlung aus der äusseren Umgebung der Pflanze zugeführt werden.

Das Wahlvermögen ist bedingt durch diosmotische Eigenschaften im Verbande mit den Umwandlungen, welche der eingedrungene Körper in einer Zelle oder überhaupt irgendwie in der Pflanze erfährt. Die diosmotische Qualität bestimmt zunächst, ob ein Körper überhaupt in das Innere der Pflanze, sei es nur bis in die Zellwand oder bis in das Innere der Zelle, seinen Weg findet, resp. aus einer Zelle in die Umgebung sich bewegt. Trifft dieses aber zu, dann wird von dem fraglichen Körper so lange aufgenommen, resp. ausgegeben, bis ein diosmotischer Gleichgewichtszustand erreicht ist, ein solches Gleichgewicht tritt aber nie ein, wenn der Körper dauernd hinweggenommen wird, und in diesem Falle können aus einer noch so verdünnten Lösung die letzten Spuren eines Stoffes in die Pflanze eingeführt werden. Die bewegende Kraft ist also in denselben Molekularkräften gegeben, welche Diffusion, Imbibition und Diosmose bedingen, die Hinwegnahme des diosmirenden Körpers, wie immer solche zu Wege kommt, wirkt nur, indem sie den Eintritt eines stabilen Zustandes verhindert und so neue Spannkraft schafft.

In der Pflanze wird die Ursache zur Anhäufung eines Körpers durch irgend eine Stoffumwandlung herbeigeführt, die aus der Pflanze austretenden Stoffe aber werden durch das umgebende Medium entfernt, und der Austritt der in der Pflanze entstandenen Kohlensäure oder des in einer Hefezelle gebildeten Alkohols wird so lange anhalten, als eine Anhäufung dieser Stoffe in der umgebenden Luft oder Flüssigkeit verhindert ist. Wie aus der ganzen Pflanze, bewegen sich auch die in einer Binnenzelle entstehenden diosmirenden Körper wie von einem Abstossungscentrum hinweg, so lange eben unter den obwaltenden Verhältnissen Bewegungsursachen durch Diffusion, Imbibition und Diosmose gegeben sind, und bei der Stoffwanderung der innerhalb der Pflanze producirten Körper sind, ebenso wie hinsichtlich der von Aussen aufgenommenen Körper, Stoffumwandlungen die Ursache, welche in erster Linie die dauernde Fortbewegung eines Körpers nach bestimmten Orten hin veranlassen. Solche Stoffumwandlungen können tiefergreifende Stoffmetamorphosen oder auch die Natur des sich ansammelnden Körpers nur wenig verändernde Vorgänge sein. Denn es genügt, wenn ein Körper sich innerhalb oder ausserhalb einer Zelle unlöslich ausscheidet oder ein aus der Zelle nicht diosmirender löslicher Stoff seinen Ursprung nimmt, und solches wird vielleicht in der Pflanze nicht selten erreicht, indem die diosmirenden Moleküle oder Molekülverbindungen sich zu Systemen höherer Ordnung vereinigen, oder indem eine lockere Verbindung mit einem andern Körper eingegangen wird.[1] Auch dann, wenn eine Anhäufung gar

[1] Dahin gehört auch ein relativ gesteigertes Lösungsvermögen der Zelle, wodurch wenigstens eine gewisse Anhäufung eines Stoffes erreicht werden könnte.

nicht stattfindet, kann die Pflanze oder eine einzelne Zelle doch ein Anziehungscentrum für einen diosmirenden Körper sein, indem ein solcher sich dauernd in eine Zelle bewegen wird, wenn in dieser ein lösliches Produkt entsteht, welches durch Diosmose aus der Zelle wieder entfernt wird. Solche Entfernung kann bei geeigneter Stoffmetamorphose auch nur einen Theil der eingetretenen Stoffmenge treffen, während ein anderer Theil in der Zelle zurückgehalten wird.

Bildung und Wachsthum von Zellhaut, Särkekörnern, Krystallen von Calciumoxalat und anderen festen Körpern liefern Beispiele, wie die Entstehung unlöslicher Körper die Ursache von Stoffanhäufung wird, aber auch überall, wo lösliche Körper in der Zelle angehäuft werden, müssen diese eine Stoffumwandlung erfahren, mindestens in einem andern Lösungszustand Zellhaut, resp. Plasmamembran passirt haben. Denn ohne eine solche Veränderung wäre eine Ursache der Anhäufung nicht gegeben und mit Herstellung des diosmotischen Gleichgewichtes würde ein ferneres Eindringen aufhören. Zuckerarten, Inulin, Salpeter, Salze organischer Säuren u. a., welche in Zellen gelöst und in relativ grosser Menge gefunden werden, können somit in dieser Form die Plasmamembran nicht passirt haben. Ein schönes Beispiel, dass die Zelle dauernd als Anziehungscentrum wirkt, obgleich das Produkt der Umwandlung nicht festgehalten wird, liefert die Zucker aufnehmende und Alkohol ausscheidende Hefezelle. Den Fall, dass nur ein Theil des in die Zelle bewegten Materiales zurückgehalten, ein anderer Theil wieder ausgeschieden wird, bietet u. a. die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser, welche zugleich die Ursache ist, dass frei werdender Sauerstoff aus den Zellen an die Umgebung abgegeben wird.

Sofern unnöthige Stoffe in grösserer Menge angesammelt werden, haben diese auch eine Umwandlung in der Pflanze erfahren. Von der entbehrlichen Kieselsäure ist es ja bekannt, dass sie oft reichlich in unlöslicher Form in die Zellhaut eingelagert oder auch im Zellinhalt hier und da ausgeschieden ist. Wird ein Körper in die Pflanze nur bis zur Herstellung des Gleichgewichtes aufgenommen und beim Einstellen in Wasser wieder ausgewaschen, so geht daraus hervor, dass die Pflanze diesen Stoff nicht irgendwie verarbeitete. Alle Stoffe die am Aufbau der Pflanze und ihrer Theile Antheil haben, müssen natürlich bis zu einem gewissen Grade in der Pflanze angesammelt sein. Das Wahlvermögen ist aber, wie die Bedürfnisse selbst, nicht nur in verschiedenen Pflanzen ungleich, sondern variirt auch mit dem Entwickelungsstadium und durch äussere Einflüsse, durch welche beide ja der innere Zustand uud die Thätigkeit der Pflanze in mehr oder weniger weitgehendem Maasse beeinflusst werden können.

In Imbibition und Diosmose einerseits und der hier im weitesten Sinne genommenen Stoffumwandlung (auch Aenderung des Aggregatzustandes inbegriffen) sind die allgemein für Ansammlung und Ausscheidung von Stoffen thätigen Faktoren gegeben, deren Wirkung aber natürlich in qualitativer, sowie in quantitativer Hinsicht durch mannigfache Eingriffe gehemmt oder gefördert werden kann. Natürlich haben wir zwischen solchen Einwirkungen zu unterscheiden, welche direkt die Aufnahme oder Ausgabe fördern oder hemmen, oder in solchem Sinne indirekt wirken, indem sie Vorgänge in der Pflanze

modificiren, welche auf das Wahlvermögen und den Stoffaustausch Einfluss haben.

Grösseres Imbibitionsvermögen und leichtere Diosmirbarkeit verleihen einem Körper bezüglich des Eintretens oder Austretens einen Vorzug und in solcher quantitativen Hinsicht hat es auch Bedeutung, ob ein Stoff in dem umgebenden Medium reichlich oder spärlich geboten ist. Ferner sind alle Wasserströmungen für die Schnelligkeit des Stoffaustausches von Bedeutung, indem ein Körper sich durch Hydrodiffusion nur langsamer verbreitet und somit auch eine mechanische Mischung an den Eintritts- und Austrittsflächen für Unterhalt höherer Concentrationsdifferenz sorgt, mit welcher wieder die diosmotische Bewegungskraft gesteigert wird. Solche Bewegungen rufen in der Pflanze mechanische Erschütterungen und innere Thätigkeiten in mannigfacher Weise hervor, und in den Landpflanzen ist die erhebliche Wasserbewegung, welche von den im Boden befindlichen Theilen nach den transpirirenden Organen zielt, der Aufnahme von Stoffen aus dem Boden und deren Fortführung in der Pflanze sehr förderlich. Indess ist diese Wasserbewegung nicht im Stande, einen Körper in die Pflanze zu befördern, welcher nicht die Zellhaut imbibirt. Allgemein nöthig ist solch ein Wasserstrom nicht, wie einmal die submersen Pflanzen lehren, und ferner der Umstand zeigt, dass Landpflanzen auch dann noch genügende Mengen von Aschenbestandtheilen aus dem Boden aufnehmen, wenn die Transpiration und damit die Wasserbewegung möglichst herabgedrückt ist.

Die Begünstigung der Fortschaffung durch solche Wasserbewegung lässt sich auch unmittelbar demonstriren, wenn man (vgl. Kap. Wasserbewegung) die Strecken vergleicht, welche ein gelöstes Lithionsalz, oder ein anderer leicht nachweisbarer Körper, in dem Stengel einer transpirirenden Pflanze, im Vergleich zu einer nicht transpirirenden Pflanze, in gleicher Zeit zurücklegt. Indem so ein lösliches Salz fortwährend mit in die Pflanze hineingerissen, durch Transpiration aber die Lösung concentrirter wird, muss sich eine gewisse Menge Salz in der Pflanze ansammeln, welches wieder exosmirt, wenn obige in der Wasserbewegung liegende Ursache aufhört. In der That ist bekannt, dass als Folge solcher Anhäufung lösliche Salze an den auf salzhaltigem Boden wachsenden Pflanzen zuweilen auswittern [1]), und Fr. Nobbe und Th. Siegert [2]) fanden insbesondere am Buchweizen, weniger an Gerste, Stengel und Blätter stellenweise mit wesentlich aus Chlorkalium bestehender Salzkruste überzogen, als diese Pflanzen in wässriger Lösung cultivirt wurden, welche 10 pr. mille an anorganischen Nährstoffen enthielt.

Es kann aber auch die Transpiration zur Ablagerung unlöslicher Salze Veranlassung werden, wie dieses bei Saxifraga crustata und anderen Arten dieses Genus zutrifft, bei welchen sich über den Wasserspalten an den Blattzähnen Kalkschüppchen absetzen. [3]) Ferner ist nicht unwahrscheinlich, dass die Wasserverdampfung auf die Ablagerung der Kieselsäure, welche gerade in Blättern

---

1) Literatur: De Candolle, Physiologie, übers. v. Röper 1833, I. p. 206, und Meyen, Pflanzenphys. 1838, II. p. 530.

2) Landwirthschaftl. Versuchsstationen 1864, Bd. VI, p. 37, auch berichtet Nobbe ibid. 1864, Bd. IX, p. 479 gleiches für Runkelrüben.

3) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akademie 1861, Bd. 43, p. 519. Andere ähnliche Bildungen vide de Bary, Anatomie p. 113.

und peripherischen Gewebeschichten bei Landpflanzen reichlich gefunden wird, einen Einfluss ausübt. Doch bedarf es erst spezieller Untersuchung, was hier Verdampfung als solche, und was andere mitwirkende Verhältnisse thun, denn die im Wasser lebenden Diatomeen und andere submerse kieselsäurehaltige Pflanzentheile lehren, dass auch andere Ursachen für die Ausscheidung von Kieselsäure bestimmend sein können. Versuche, in denen durch Ueberdeckung mit einer Glocke oder gar durch ungenügende Begiessung die Wasserbewegung in der Pflanze herabgedrückt wurde, können in der Form, in welcher solche bisher ausgeführt wurden, nicht lehren, welchen Einfluss die Transpiration auf die Anhäufung von Aschenbestandtheilen hat, da zugleich ein Eingriff in die ganze Thätigkeit der Pflanze geschah, und eine Modifikation dieser unvermeidlich auch ein anderes Wahlvermögen einführen muss. Ich kann deshalb auch keinen Werth darauf legen, wenn in einem ohnedies nur einzigen Versuche Th. Schlösing[1]) fand, dass eine unter einer Glocke gehaltene Tabakpflanze weniger Asche hinterliess, als eine gleichzeitig an freier Luft erwachsene Pflanze. Zunächst könnte man geneigt sein, die relativ ansehnliche Armuth der für die Pflanze entbehrlichen Kieselsäure, welche die unter Glocke erzogene Pflanze ergab, aus naheliegenden Gründen als einen Erfolg gehemmter Transpiration anzusprechen. Experimente, in denen die transpirirende Wassermenge durch mangelhaftes Begiessen herabgedrückt wurde, wie sie u. a. J. Fittbogen[2]) anstellte, haben für unsere Frage keine Bedeutung, und auch die Schlüsse, welche bezüglich eines Verhältnisses zwischen transpirirender Wassermenge und producirtem Trockengewicht gezogen wurden, basiren zumeist auf mangelhafter Induktion.

Indirekt wird das quantitative Wahlvermögen in mannigfachster Weise beeinflusst. Denn weil dasselbe von der spezifischen Thätigkeit abhängt, wird an dem Wahlvermögen kaum irgend eine äussere Einwirkung spurlos vorübergehen, welche im Wachsen oder in sonstiger Thätigkeit des Organismus einen Effekt zu Wege bringt. Der geringere oder grössere Erfolg in einem einzelnen Falle muss natürlich nach den gegebenen Verhältnissen beurtheilt werden, und gewöhnlich wird es sehr schwer sein, ein befriedigendes causales Verhältniss zwischen dem äusseren Agens und dem in der Stoffaufnahme zum Ausdruck kommenden indirekten Erfolge festzustellen.

Durch Diosmose können nicht allein aus Gemischen einzelne Körper entfernt, sondern sicher auch Zersetzungen durchgeführt werden. Denn es ist eine in der Chemie bekannte Thatsache, auf deren hohe Bedeutung vor langer Zeit Berthollet aufmerksam machte, dass eine zunächst nur partielle Reaktion mit Entziehung eines der Produkte weiter und eventuell bis zur totalen Zersetzung durchgeführt werden kann. Eine solche Entziehung ist aber natürlich auch mit Hülfe der Diosmose möglich, und wenn zur Zeit nicht zu sagen ist, ob solche Vorgänge ausgedehnt und bedeutungsvoll in der Pflanze eingreifen, so ist doch auch die Möglichkeit nicht zu verkennen, dass ihnen unter Umständen eine hervorragende Rolle zukommt. Es werden hierüber Untersuchungen zu entscheiden haben, welche seit der Zeit, wo ich diese Frage anregte, noch nicht

---

1) Annal. d. scienc. naturelles 1869, V Sér., Bd. X., p. 366.

2) Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 109.

angestellt sind[1]. Thatsächlich ist ja die diosmotische Entfernung des Alkohols aus einer Hefezelle eine Vorbedingung für fortdauernde Gährthätigkeit, und wo überhaupt durch Anhäufung von Zersetzungsprodukten das Fortschreiten einer Reaktion gehemmt wird, dürfte in analogem Sinne häufiger diosmotische Entfernung bedeutungsvoll in den Stoffwechsel eingreifen. In wie weit sonst die Diosmose bei Durchführung von Reaktionen maassgebend ist, muss dahin gestellt bleiben. Doch würde u. a. bei partieller Dissociation die Entfernung eines Produktes eine weitere Zersetzung nach sich ziehen, und ebenso könnte eine nur partielle Austreibung durch eine Säure[2] oder eine partielle Umsetzung anderer Art durch diosmotische Entfernung eines Produktes zur totalen Umsetzung führen.

Mulder[3] dürfte wohl zuerst das quantitative Wahlvermögen bestimmt aus dem Zusammenwirken der diosmotischen Qualität und der Stoffumwandlung in der Pflanze erklärt haben, während die erste in den Hauptzügen richtige ausführliche Darstellung Schulz-Fleeth[4] gab. Weit länger, insbesondere seit Experimenten Saussure's[5], welche in ähnlicher Weise von Trinchinetti[6] u. A. wiederholt wurden, ist bekannt, dass die Pflanze die in einer Lösung ihr dargebotenen Stoffe in einem andern, als dem gebotenen Verhältnisse aufnimmt. Ehe durch Brücke eine richtigere Anschauung über Osmose gewonnen wurde, konnten nicht wohl korrekte Erklärungen jenes Phänomens, soweit es die diosmotische Qualität der pflanzlichen Häute betrifft, gegeben werden, und auch die Stoffumwandlung als anderer maassgebender Faktor wurde nicht erkannt. Durchgehends treffen wir früher die irrige Annahme, dass es eines Wasserstromes durch die Pflanze bedürfe, um die in der Pflanze angehäuften Stoffe einzuführen[7]. Die weitere Entwicklung der Kenntnisse über unseren Gegenstand ergiebt sich aus der seines Ortes citirten Literatur.

Zur Demonstration, wie durch Stoffumwandlung eine Anhäufung diosmotisch eindringender Stoffe erzielt wird, eignet sich die Fällung von Kupfer aus Kupfersulfatlösung durch metallisches Zink. In ein etwa 7 cm langes weites Glasrohr (Fig. 7), welches beiderseitig mit Pergamentpapier verbunden ist, bringe ich zu dem Ende eine Spirale aus Zinkblech und hänge diesen Apparat, nachdem er mit Wasser gefüllt ist, in eine verdünnte Lösung von Kupfervitriol. Die in die Umgebung als Zinksulfat zurücktretende Schwefelsäure zeigt zugleich, dass nicht die ganze Stoffmenge des dauernd in die Glaszelle diosmotisch eindringenden Körpers zurückgehalten wird. Die Entfärbung einer Jodlösung durch Stärkekörner oder einer Carminlösung durch ein Stück geronnenes Eiweiss kann man benutzen, um darzuthun, dass ein Stoff sich innerhalb eines quellungsfähigen Körpers aufspeichert, wenn er in diesem gebunden wird.


Fig. 7.

Die ungleiche Zusammensetzung der Asche von Pflanzen, welche unter gleichen äusseren Bedingungen und in demselben Boden, resp. Wasser

1) Pfeffer, Landwirthsch. Jahrbücher 1876, Bd. V, p. 128. — Osmot. Unters. 1877, p. 163.
2) Emmerling (Ber. d. chem. Ges. 1872, p. 780) fand, dass Oxalsäure etwas Salpetersäure aus Kalinitrat austreibt.
3) Physiol. Chemie 1844—51, p. 678. Anm.
4) Der rationelle Ackerbau 1856, p. 124. — Auch Rochleder, Chemie u. Physiol. d. Pflanzen 1858, p. 137, stellt die Sache richtig dar.
5) Rech. chimiqu. 1804, p. 248. 6) Bot. Zeit. 1845, p. 111.
7) So bei J. Woodward, Philosophical transactions 1699, Bd. 21, Nr. 253, p. 221. Senebier, Physiol. végét. 1800, Bd. III, p. 28, De Candolle, Pflanzenphysiol., übers. v. Röper 1833, Bd. I, p. 62.

erwuchsen, demonstrirt unmittelbar die spezifische Verschiedenheit des quantitativen Wahlvermögens. Gleiches ergibt sich aus der oft recht verschiedenen Zusammensetzung der Asche in verschiedenen Entwicklungsphasen oder in verschiedenen Organen derselben Pflanze. Insbesondere bei den von Haus aus in Wasser frei schwimmenden oder bei den in einer wässrigen Lösung cultivirten Pflanzen lehrt ein Vergleich der in Lösung gebotenen und der in der Pflanze angehäuften Aschenbestandtheile, in wie ungleicher Menge diese angehäuft werden, und wie keineswegs ein in der Lösung reichlicher vorhandener Körper in der Pflanze in relativ grosser Menge vorhanden sein muss. Bei Wasserculturversuchen kann zugleich durch Controle der Lösung constatirt werden, dass von manchen Elementen wenig, von anderen viel in die Pflanze eintritt, und dass manche Körper bis auf die letzte Spur der Lösung entzogen werden können. Aus den Aschenanalysen ergibt sich ferner für dieselbe Pflanze und für gleiche Entwicklungsstadien öfters eine ziemliche Differenz bezüglich der Aschenbestandtheile, indem sowohl die gesammte Menge an Asche, wie auch die gesammte Menge eines Elementes und endlich auch die Relation der einzelnen Stoffe in ziemlich weiten Grenzen schwankt. Durchgehends fällt die Aschenzusammensetzung immer mehr oder weniger verschieden aus, wenn zwei Pflanzen derselben Art verglichen werden, welche auf verschiedenem Boden, in verschiedener Nährlösung oder überhaupt unter verschiedenen Bedingungen erwuchsen. Ausgedehnte Belege für das hier Gesagte liefern die sehr zahlreichen Aschenanalysen im Freien erwachsener oder in Wassercultur erzogener Pflanzen, die in grosser Menge von E. Wolff[1]) zusammengestellt sind. Indem ich auf diese Zusammenstellung und ausserdem auf die Wasserculturversuche, deren Literatur in den §§ 50—53 mitgetheilt wird, verweise, beschränke ich mich hier auf die Mittheilung weniger Beispiele.

Die bedeutende Anhäufung von Stoffen lehren alle in dem ja immer nur wenig Aschenbestandtheile führenden Wasser von Flüssen und Seen wachsenden Pflanzen. Während u. a. das Meerwasser weniger als ein Milliontheil seines Gewichtes an Jod enthält, sind in der Asche von Fucus digitatus 5,37 Proc. Jod zu finden, und 100 Theile frischer Pflanzensubstanz hinterlassen 3,57 Proc. Asche[2]). Ebenso konnte Forchhammer[3]) in dem aus 20 Pfund Seewasser gewonnenen Eisenoxyd nur eine Spur von Mangan nachweisen, während die Asche der im Meere gewachsenen Padina pavonia 8,19 Proc. Mangan enthält (die trockene Pflanze liefert 34,75 Proc. Asche). Um gleichzeitig zu zeigen, wie eine Pflanze die Aschenbestandtheile in einem ganz anderen Verhältniss aufnimmt, als dieselben im Wasser geboten sind, wie ferner in verschiedenen Entwicklungsstadien und ebenso in verschiedenen Pflanzentheilen sowohl die Gesammtmenge der Asche, als auch deren procentische Zusammensetzung different ist, seien hier nach Analysen von Gorup-Besanez (Wolff l. c. p. 133) für die im Wasser schwimmende Trapa natans mitgetheilt: der procentische Gehalt an Reinasche in der Trockensubstanz, sowie der procentische Gehalt der Reinasche an einigen Aschenbestandtheilen. Zur Analyse genommen wurde die ganze Pflanze, das einemal im Mai und weiterhin im Juni (aus derselben Localität), ausserdem sind Fruchtschalen benutzt, welche leider seit dem Jahre zuvor im Wasser zugebracht hatten. Das Wasser enthielt in 10,000 Theilen 0,8044 feuerfeste Substanz, deren procentische Zusammensetzung in der letzten Horizontalreihe verzeichnet ist.

	Reinasche %	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	F_2O_3	SO_3	SiO_2	Cl
Mai	25,55	6,89	1,41	14,91	7,56	29,62	2,73	28,66	0,65
Juni	13,69	6,06	2,71	17,65	5,15	23,40	2,53	27,34	0,46
Fruchtschalen	7,75	1,26	0,63	9,78	0,91	68,60	3,92	4,84	0,41
Wasser		9,08	9,22	42,44	18,09	1,12	17,03	1,90	1,18

Wie auch bei Wassercultur von Landpflanzen die Zusammensetzung der Lösung und der Asche verschieden ausfällt, ist u. a. zu ersehen aus der Zusammenstellung, welche Wolff

1) Aschenanalysen von landwirthschaftl. Producten 1871. — Zahlreiche Aschenanalysen sind auch zusammengestellt in Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie 1876, IX. Aufl. p. 522.

2) Liebig, l. c. p. 73 und 525. 3) Annal. d. Physik u. Chemie 1855, Bd. 95, p. 84.

(l. c. p. 31 u. 38) für Hafer und Mais geliefert hat. Die Zusammensetzung einer solchen wässrigen Lösung ändert sich natürlich sehr erheblich, und wenn ein Körper nicht zu reichlich vorhanden war, kann derselbe auch gänzlich entzogen werden, so gut wie eine Pflanze ein begrenztes Luftvolumen des ganzen Sauerstoffs berauben kann. So hat u. a. Knop[1]) die gänzliche Befreiung einer Culturlösung von Kali, und in späteren Versuchen[2]) auch von Phosphorsäure, Schwefelsäure, Salpetersäure beobachtet, während Nobbe und Siegert[3]) bei Cultur von Gerste, wenigstens aus verdünnten Lösungen, endlich alle Salpetersäure und bis auf ganz geringe Spuren die Phosphorsäure verschwunden fanden. Voraussichtlich ist es bei richtiger Zusammensetzung der Lösung möglich, alle die in der Pflanze reichlicher angehäuften Stoffe gänzlich aus der Lösung durch wachsende Pflanzen zu entfernen, doch sind speziell auf diese Frage gerichtete, kritische Untersuchungen noch nicht ausgeführt worden. Wie in einzelnen Pflanzentheilen, ist auch in der auf Bäumen schmarotzenden Mistel die Asche anders zusammengesetzt, als die der Bäume, welchen dieselbe entzogen werden muss[4]).

Verschiedene Pflanzen nehmen aus demselben Medium natürlich verschiedene Mengen der einzelnen Aschenbestandtheile auf, wie solches unmittelbar die Pflanzen lehren, welche auf demselben Boden oder in demselben Wasser erwachsen sind. Als Beispiel führe ich hier noch Goedechen's[5]) Analysen der Aschenzusammensetzung einiger Algen an, welche sämmtlich im Meerwasser an der Westküste Schottlands gesammelt worden waren. Die Gesammtasche ist in Proc. der Trockensubstanz, die einzelnen Aschenbestandtheile sind in Proc. der Reinasche ausgedrückt.

	Fucus vesiculosus	Fucus nodosus	Fucus serratus	Laminaria digitata
Reinasche %	13,89	14,51	13,89	18,64
K_2O	15,23	10,07	4,51	22,40
Na_2O	24,54	26,59	31,37	24,09
CaO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
Fe_2O_3	0,33	0,29	0,34	0,62
P_2O_5	1,36	1,52	4,40	2,56
SO_3	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO_2	1,35	1,20	0,43	1,56
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
J	0,31	0,46	1,13	3,08

In Pflanzen, welche auf verschiedenem Boden oder in verschiedener Nährlösung normal und üppig gewachsen, kann dennoch die Menge der einzelnen zum Fortkommen nöthigen Aschenbestandtheile in ziemlich weiten Grenzen schwanken, während entbehrliche Aschenbestandtheile natürlich, wenn nicht dargeboten, ganz fehlen, auch wenn sie im andern Falle in grosser Menge aufgenommen werden. So ist Silicium zwar entbehrlich, fehlt aber faktisch in der Natur wohl keiner Pflanze ganz und findet sich in manchen Pflanzen in sehr grosser Menge, ebenso ist da, wo der Boden Zink enthält, dieses Element reichlich in manchen Pflanzen zu finden. Ueberhaupt können die verschiedensten Elemente in Pflanzen

1) Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 93.

2) Berichte d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1875, I, p. 76.

3) Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 42.

4) Ausser der bei Wolff p. 145 cit. Lit. vgl. H. Grandeau u. A. Bouton, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 129 u. 500.

5) Nach Wolff l. c. p. 130. Die Originalarbeit in Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1854, Bd. 54, p. 351.

aufgenommen werden, doch sind manche Elemente, auch wenn sie genügend geboten sind, doch nur in Spuren in den Pflanzen zu finden.

Die verschiedene Zusammensetzung der auf ungleichem Boden gewachsenen Pflanzen wurde zuerst von Saussure[1]) dargethan und seitdem durch zahlreiche Analysen festgestellt[2]). Ebenso ist auch durch viele Versuche nachgewiesen, dass die Zufuhr von Aschenbestandtheilen zum Boden Einfluss auf die Zusammensetzung der Asche hat; in letzterer Hinsicht gewähren die Wasserculturversuche reichliche Belegstücke, welche zum Theil gleichfalls in den Wolff'schen Tabellen verzeichnet sind. Vielfach, jedoch nicht immer, wird ein Element, wenn es reichlicher in dem Boden oder in der Nährlösung vorhanden ist, auch in grösserer Menge in die Pflanze aufgenommen. So zeigt die von Malaguti und Durocher[3]) gelieferte Zusammenstellung, dass die Asche derselben Pflanzenart durchgehends wesentlich reicher an Calcium ist, wenn die Pflanze auf einem Kalkboden erwuchs. Beispielsweise enthielt die Asche der auf kalkreichem Boden (resp. kalkarmem) Boden erwachsenen Pflanzen an CaO bei Brassica oleracea 27,98% (resp. 13,62%); bei Trifolium pratense 43,32% (resp. 29,72%), bei Allium Porrum 22,61% (resp. 11,44%). Weiter führe ich noch an, dass E. Wolff[4]) bei Wassercultur und bei normalem Gedeihen für Hafer ein Zurückgehen des Kaligehaltes der Asche von 53,22% auf 24,40% fand, als er, bei übrigens ausserdem gleichbleibender Zusammensetzung der Nährlösung, einen grössern Theil des Kalis durch Natron ersetzte. Dabei war Natron in der kaliärmeren Pflanze reichlicher zu finden, zugleich aber machten sich auch bezüglich der andern Aschenbestandtheile Unterschiede bemerklich, und an Phosphorsäure waren z. B. bei dem höchsten Kaligehalt 21,67%, beim geringsten Kaligehalt 17,45% vorhanden. Ausser diesen Beispielen liegen noch zahlreiche Belege vor, welche zeigen, dass die Zusammensetzung einer Nährlösung oder der Zusatz eines Körpers zu einer Nährlösung[5]) oder einem Nährboden die Aufnahme verschiedener Stoffe in mehr oder weniger weitgehender Weise beeinflussen. Bei gleichem Nährboden werden aber die Elemente im allgemeinen in einem anderen Verhältniss und in anderer Menge aufgenommen, wenn durch irgend welche innere oder äussere Ursachen Wachsen und Thätigkeit der Pflanze überhaupt beeinflusst wird. Literatur-Angaben über die Zusammensetzung der Asche kranker und gesunder Pflanzen sind in Wolff's Aschenanalysen gegeben; eine Untersuchung über den Einfluss der Beleuchtung auf die Aschenzusammensetzung hat R. Weber[6]) angestellt.

Relation von Wasser und Salz. Wenn gleichzeitig mit den sich aufspeichernden Salzen Wasser in eine Pflanze eintritt, — mag Quellung von Samen, Volumzunahme einer wachsenden Pflanze, Transpiration oder eine andere Ursache solches bewirken — so wird je nach Umständen das Verhältniss zwischen aufgenommenem Salz und Wasser ein gleiches wie in der dargebotenen Lösung oder zumeist ein anderes sein. Einmal wird ein Salz mit einer durch Wahlvermögen und diosmotische Qualität geregelten Anziehungskraft in die Pflanze getrieben, und wenn ausserdem ein gleichzeitiger Wasserstrom beschleunigend wirkt, so muss doch immer eine Constellation herzustellen sein, in welcher die Relation der aufgenommenen Körper zu Gunsten des Salzes oder des Wassers ausfällt. Durch Verminderung resp. Aufhebung der Transpiration kann z. B. immer erzielt werden, dass relativ mehr Salz in die Pflanze gelangt. Indem Saussure[7]), und nach ihm Andere[8]), nicht sehr verdünnte Lösungen und stets transpirirende Pflanzen wählten, ergab sich, dass eine relativ verdünntere Lösung in die Pflanze eintrat, und nur mangelhafte Einsicht konnte bewirken, dass dieser spezielle Fall als sog. Saussure'sches Gesetz, insbesondere in Schriften über Agrikulturchemie verallgemeinert wurde. Auch haben spätere Versuche von

1) Recherches chimiques 1804. Tables des incinerations Nr. 67 ff.

2) Ein Theil der Literatur ist in E. Wolff's Aschenanalysen p. 186 angegeben.

3) Annal. d. scienc. naturelles 1858, IV sér., Bd. IX, p. 230. — Vgl. auch Flèche und Grandeau, Annal d. Chim. et d. Physique 1874, V sér., Bd. 5, p. 354.

4) Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 3.

5) Vgl. z. B. W. Wolff, Versuchsstat. 1865, Bd. VII, p. 193 u. Nobbe ebend. 1870, Bd. XIII, p. 383.

6) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 36.

7) Rech. chimiq. 1804, p. 247.

8) A. Trinchinetti, Botan. Ztg. 1845, p. 111. Schlossberger, Annal. d. Chem. u. Pharmacie 1852, Bd. 81, p. 172; Hert, ebendas. 1854, Bd. 89, p. 334.

W. Wolf[1] mit transpirirenden Pflanzen, sowie von Knop[2] und Biedermann[3] mit aufquellenden Samen gezeigt, dass bei genügender Verdünnung gewisse Salze relativ reichlicher als Wasser in den Organismus treten.

Stoffausscheidung. Bei Anwendung concentrirterer Lösungen tritt zur Herstellung des Gleichgewichtes ein Quantum nöthiger oder unnöthiger Stoffe entweder nur in die Zellhaut oder in das Innere der Zelle und wird dann, sofern eine Bindung nicht stattfand, beim Uebertragen in reines Wasser oder auch in die Lösung eines anderen Salzes in die umgebende Flüssigkeit zurücktreten. Unmittelbar zu veranschaulichen ist solches an einer jeden Zelle, deren durch Salzlösung contrahirtes Protoplasma bei Behandlung mit Wasser sich wieder an die Zellwand anlegt. Entsprechend haben Versuche von Knop[4] und von W. Wolf[5] ergeben, dass auch von nothwendigen Aschenbestandtheilen etwas aus der Pflanze austritt, wenn diese nach Aufenthalt in nicht zu verdünnter Nährstofflösung mit ihren Wurzeln in reines Wasser gebracht wird. Versuche solcher Art sind übrigens seit M. Macaire[6] vielfach angestellt, um einmal den Eintritt beliebiger gelöster Stoffe in die Pflanze und ausserdem eine Rückgabe an Wasser zu constatiren. Diese Experimente, welche im allgemeinen positive Resultate lieferten, sind zumeist ausgeführt, indem Pflanzentheile mit einer Schnittfläche in eine Lösung eingestellt wurden, und auch da, wo die Lösung unverletzten Wurzeln geboten war, haben die Versuche doch oft nur sehr untergeordneten Werth, weil durch Concentration der Lösung oder durch giftige Stoffe öfters Tödtung von Zellen erzielt wurde.

Uebrigens ist bekannt, dass aus der Pflanze Wasser und in Folge der Stoffwechselthätigkeit mannigfache andere Stoffe ausgeschieden werden. Ich erinnere hier an die Ausgabe von Sauerstoff bei Produktion organischer Substanz, von Kohlensäure bei der Athmung, von zuckerartigen Körpern in Nektarien, von Alkohol aus der Gährung vermittelnden Hefezelle, von Säuren und Fermenten aus den fleischverdauenden Pflanzen. Eine Secretion von Säuren oder auch von Fermenten aus Wurzeln, aus Pilzen u. s. w. ist im Pflanzenreich so selten nicht und hat häufig den Zweck, ausserhalb der Pflanze befindliche Körper in gelöste, resp. in zur Aufnahme geeignete Form umzuwandeln. Auch ist ja im Inneren der Pflanze eine Ausscheidung aus Zellen überall da vorhanden, wo bei der Stoffwanderung Körper von einer Zelle in eine andere translocirt werden.

Natürlich kann durch entsprechenden Stoffaustausch das die Pflanze umgebende Medium eine veränderte Reaktion annehmen. So trat in Versuchen Boussingault's[7], in welchen Sonnenrosen in einem mit Calciumphosphat und Kalinitrat versetzten Quarzsand cultivirt wurden, alkalische Reaktion auf und dasselbe wurde öfters in Wasserculturen namentlich dann beobachtet, wenn Chlormetalle fehlten. Alkalische Reaktion fand u. a. Stohmann[8] bei Wassercultur von Phanerogamen und Zöller[9] beobachtete dieselbe, als er Schimmelpilze in einer Nährlösung erzog, welche essigsaure Salze enthielt und anfänglich durch Essigsäure schwach sauer war. Anderseits fanden F. Rautenberg und G. Kühn[10] eine Nährlösung, welcher Chlorammonium zugesetzt war, so sauer werden, dass bei grös-

1) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 203 u. 1865, Bd. VII, p. 193. Vgl. auch Knop ebendas. 1859, Bd. I, p. 194.

2) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 81.

3) Ebendas. 1867, Bd. IX, p. 312.

4) Versuchsstat. 1860, Bd. II, p. 86.

5) Ebendas. 1864, Bd. VI, p. 230.

6) Annal. d. Chem. u. Pharmacie 1833, Bd. 8, p. 789. — Von anderer Lit. sei genannt Unger, Ueber den Einfluss des Bodens u. s. w. 1836, p. 147. E. Walser, Ann. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 14, p. 106. Wiegmann und Polstorff, über die anorganischen Bestandtheile der Pflanzen 1842, p. 49. Cauvet, Ann. d. scienc. naturell. 1861, IV sér., Bd. 15, p. 320.

7) Boussingault, Agronom., Chemie agricole etc. 1860, Bd. I, p. 273 u. 279. Aehnliches beobachtete Stutzer (Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 111), welcher freilich ungerechtfertigte Schlüsse darauf baute.

8) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 313.

9) Referat im Bot. Jahresb. 1874, p. 213. Gleiches beobachtete Stutzer l. c. p. 117, ferner Nägeli, Ueber Fettbildung bei Pilzen im Sitzungsb. d. Bair. Akadem. 3. Mai 1879, p. 308.

10) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 358. Vgl. auch H. Dworzak u. W. Knop. Bericht. d. Sächsischen Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig 1875, I, p. 74. Auch Wagner, Versuchsstat. 1871, Bd. 13, p. 221.

serem Zusatz dieses Salzes die cultivirten Mais- und Bohnenpflanzen zu Grunde gingen. Ebenso wird nach Biedermann [1] eine Lösung der Chloride von Alkalien und alkalischen Erden sauer, wenn in derselben Samen eingequellt werden, indem, wie auch eine analytische Controle der Lösung ergab, etwas mehr Basis als Säure in die Samen aufgenommen wird. Auch fand Knop [2] beim Einquellen von Samen in Gypslösung, dass Calcium und Schwefelsäure nicht in äquivalenten Mengen, sondern ersteres etwas reichlicher in die Samen aufgenommen worden war.

Vermuthlich werden in solchen Fällen die Salze im Innern der Pflanze zersetzt und dann Säure, resp. Alkali (oder alkalische Erden) nach Aussen ausgeschieden. Immerhin könnte eine Zersetzung sich auch ausserhalb der Pflanze vollziehen, indem etwa von einem dissociirenden Körper (Ammoniaksalze sind in Lösung etwas dissociirt) allein das Alkali in der Pflanze verarbeitet, und so eine Anhäufung der Säure in der Lösung verursacht würde. Was speziell in den angeführten Fällen vorging, ist nicht zu sagen, da nur Anfangs- und Endzustand der Lösung controlirt wurde, und so nicht einmal zu ersehen ist, was innerhalb oder ausserhalb der Pflanze sich vollzog [3].

Die Entstehung von kohlensaurem Calcium durch die Thätigkeit der Pflanze nimmt einiges Interesse in Anspruch, weil jener Körper Incrustationen bei Chara, manchen Algen, gelegentlich auch an Stengeln und Blättern von Potamogeton-Arten und vereinzelt an Wurzeln von Landpflanzen bildet. Wie solche Incrustationen zu Stande kommen, bedarf noch kritischer Untersuchungen, da die Ansicht von Bischoff [4], die Kalkhülle von Chara komme durch Secretion zu Stande, ebenso nur eine Vermuthung ist, wie die von Raspail [5] und Hanstein [6] vertretene Ansicht, das Calciumcarbonat setze sich ab, indem Chara die lösende Kohlensäure an sich reisse. Ferner wäre denkbar, dass Ausscheidung von löslichem Alkalicarbonat den bezüglichen Niederschlag von kohlensaurem Calcium erzeugte. Letzteres entsteht aber bei Chara gewiss nicht wie in Cystolithen von Ficus [7], in welchen das Calciumcarbonat aus einer in die Zellhaut eingelagerten Calciumverbindung hervorgeht. Wie letzteres aber in diesem Falle Thatsache ist, kommt auch durch Ausscheidung die schon erwähnte Kalkablagerung an Saxifraga-Arten zu Stande, und manche Laubmoose (Eucladium verticillatum, Trichostomum tophaceum u. a.) werden, wohl ohne wesentlich aktive Mitwirkung der Pflanze, durch den aus Rieselwässern sich absetzenden Kalk incrustirt. Wenn übrigens die Incrustation durch Calciumcarbonat bei Chara oder einer anderen Pflanze durch eine von der Pflanze ausgehende Entziehung der Kohlensäure veranlasst wird, bedarf es jedenfalls besonderer Ermittlung, warum andere in demselben Wasser wachsende grüne Pflanzen von solcher Incrustation verschont bleiben. Die gleichen Fragen wie für Calciumcarbonat sind für die Incrustationen mit Eisenoxydhydrat noch offen, welche Hanstein [8] an einer Conferva beobachtete.

Specifische diosmotische Befähigung einzelner Organe.

§ 13. Bei allen Pflanzen, in welchen eine funktionelle Arbeitstheilung besteht, sind im Allgemeinen die einzelnen Organe auch in ungleichem Maasse für Aufnahme und Ausgabe von Stoffen thätig. Diese Thätigkeit wird in jedem

1) Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 312. 2) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 81.

3) Saure Reaktion entsteht u. a. auch bei Einwirkung von Chloriden auf Alkaliphosphate, vgl. Maly, Chem. Ctrbl. 1878, p. 56.

4) Die kryptogam. Gewächse Deutschlands u. d. Schweiz, I. Liefg. 1828, p. 21, vgl. auch Payen, Mém. prés. p. div. Savants 1846, Bd. IX, p. 78.

5) Nouveau système de chimie organique 1833, p. 321, auch Meyen, Physiologie 1837, Bd. I, p. 246.

6) Bot. Ztg. 1873, p. 694.

7) Melnikoff, Unters. über d. Vorkommen d. kohlens. Kalkes in Pflanzen. Bonner Dissert. 1877, p. 17 ff. — In dieser Schrift ist auch die anderweitige Lit. angegeben.

8) Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft in Bonn, 6. Mai 1878.

Pflanzengliede geregelt durch die Fähigkeit, Gasen, sowie flüssigen oder gelösten Stoffen den Durchtritt zu gestatten, ferner durch die Qualität des umgebenden Mediums. Was letzteres anbelangt, so ergibt sich ja von selbst, dass in Luft ragende Theile wesentlich nur dem Austausch gas- und dampfförmiger Körper dienen, während in Boden oder in Wasser ragende Theile der Pflanze Wasser und gelöste Körper zuzuführen haben. Doch nehmen die in Wasser befindlichen Glieder — und gleiches gilt für die in Luft ragenden — faktisch nicht in gleichem Maasse Stofftheile auf, weil ja auch Stoffumsetzung und diosmotische Qualität mitbestimmend eingreifen. Dieserhalb wird sich schon in dem Faden einer Conferva, dessen Zellen ungleich funktioniren, mindestens in quantitativer Hinsicht ein Unterschied in der aufnehmenden und ausgebenden Thätigkeit geltend machen, wie auch sicherlich wohl eine solche Differenz in einer einzelligen Caulerpa besteht, deren Thallom in einen stammähnlichen und einen wurzelähnlichen Theil gegliedert ist.

Die Austauschthätigkeit unter den normalen Verhältnissen kennzeichnet indess nicht die Austauschfähigkeit, welche durchgehends einen grösseren Spielraum zulässt und selbst den normal in Luft lebenden Gliedern gestattet, in Wasser untergetaucht, bis zu einem gewissen Grade Wasser und gelöste Stoffe aufzunehmen. Ganz unfähig hierzu ist wohl kein Blatt und kein Stengeltheil, sobald nur eine Benetzung durch Entfernung der eventuell vorhandenen Wachsschicht erzielt ist. Allerdings wird durch Cuticula und Kork die Aufnahme von Wasser verlangsamt und kann unzureichend sein, das Bedürfniss einer transspirirenden Pflanze zu decken.

Die Aufnahmethätigkeit wird aber auch indirekt durch alle die Eingriffe beeinflusst, welche Aktionen im Organismus erwecken oder vorhandene in andere Bahnen lenken. So bringt die fortschreitende Entwicklung Modifikationen des Stoffaustausches mit sich, indem die Qualität der aufnehmenden Häute, die Thätigkeit in der Pflanze und ihren Gliedern, oder auch die äusseren Verhältnisse verändert werden. In letzterer Hinsicht erinnere ich daran, dass die Samenlappen von Ricinus, von Pinus u. a. zunächst Nährstoffe aus dem Endosperm aufsaugen, um später als grüne Laubblätter zu funktioniren, dass die jungen Blätter von Nymphaea, von Butomus zunächst unter Wasser, später theilweise oder ganz über Wasser befindlich sind, ohne noch weitere durch Entwicklung herbeigeführte äussere Veränderungen auszumalen und Pflanzen aufzuzählen, welche sowohl im Wasser als auf dem Lande zu leben vermögen, oder die in gewissen Zeiten auf dem Boden des Wassers angewurzelt sind, später aber frei herumschwimmen.

Da Organe durchgehends den Verhältnissen zweckentsprechend angepasst sind, unter welchen sie normalerweise funktioniren, so erhält man zumeist eine allgemeine Orientirung über die Austauschthätigkeit eines Pflanzengliedes, wenn man unter richtiger Erwägung der Verhältnisse das umgebende Medium, die Funktion der Pflanzenglieder und die Quelle der Nährstoffe ins Auge fasst. Eine spezielle Schilderung, in welcher Weise die Glieder einer gegebenen Pflanze bei dem Stoffaustausch betheiligt sind, kann nicht dem Zwecke dieses Buches entsprechen, und an dieser Stelle beschränke ich mich auf den Hinweis, dass, wie auch bei anderweitigen Funktionen, Glieder von morphologisch gleichartiger Dignität als Organe von physiologisch ungleichem Werthe funktioniren

und umgekehrt. So dienen in gleichsinniger Weise Wurzeln und Rhizome der Stoffaufnahme aus dem Boden oder aus dem Wasser, und in analogem Sinne funktioniren bei Moosen die Rhizoiden, bei Flechten die Haftfasern, bei Salvinia das Wasserblatt, bei Mucor der sich wurzelähnlich in dem Substrate ausbreitende Theil dieses einzelligen Pilzes.

An einem Organe funktioniren aber wieder nicht alle Theilstücke gleichwerthig und mit Rücksicht auf die Fähigkeit zur Stoffaufnahme treffen wir im Allgemeinen insbesondere diejenigen Theile am wenigsten durchlässig für Wasser und gelöste Stoffe, aber auch für Gase und Wasserdampf, an denen Cuticula und Korkschichten am mächtigsten ausgebildet sind. Dieserhalb sind denn auch die fast immer von einer Korkschicht umhüllten älteren Wurzeltheile in geringerem Grade für Einführung von Stoffen in die Pflanze thätig und an jüngern Wurzeltheilen unterstützen die den meisten Wurzeln zukommenden, an älteren Partien aber abgestorbenen Wurzelhaare in sehr erheblichem Grade die Austauschfähigkeit. Dazu pflegt, wie schon mitgetheilt ist, die Cuticula im Boden befindlicher und submerser Pflanzentheile nicht mit wachsartigen und fettartigen Stoffen imprägnirt zu sein, während solches an oberirdischen Pflanzentheilen zutrifft, die deshalb auch insbesondere für Wasser weniger durchlässig sind, durch stärkere Cuticularisirung und Verkorkung aber auch für Durchgang von Gasen und Wasserdampf weniger geeignet werden. Analoges gilt, soweit die bisherigen Erfahrungen ein Urtheil gestatten, auch für niedere Pflanzen, bei denen offene Ausführungsgänge seltner als bei höheren Pflanzen sind. Spaltöffnungen und Lenticellen, welche ohne Durchwanderung cuticularisirter oder verkorkter Häute einen Eintritt in das Innere der Pflanze und weiter in die Zellen gestatten, dienen übrigens bekanntlich wesentlich dem Gasaustausch, seltner, wie die Wasserspalten, der Ausgabe und eventuell der Aufnahme flüssiger und gelöster Körper. Abgesehen von solchen Spalten führt der Weg ins Innere der Pflanzen durch cuticularisirte oder verkorkte Häute, welche allseitig den Pflanzenkörper zu umkleiden pflegen. — Eine Flächenvergrösserung begünstigt natürlich in allen Fällen die Ausgabe- und Aufnahmefähigkeit von Pflanzentheilen.

Aeltere Wurzeltheile sind vielleicht ausnahmslos mit einer Korkschicht umkleidet[1]) und deshalb zur Aufnahme weniger geeignet wie jüngere Wurzeltheile, an denen noch dazu zumeist Wurzelhaare vorhanden sind, deren Zellwand nachweislich Wasser und gelöste Salze leicht imbibirt. Dem entsprechend sah auch schon de la Raisse[2]) Pflanzen langsamer welken, wenn nur jüngere Wurzeltheile in Wasser tauchten, als wenn allein ältere Wurzeltheile in Contact mit Wasser kamen. De la Raisse führte seine Versuche aus, indem er die jüngeren Wurzeltheile durch das Ausflussrohr eines Trichters steckte, einen Abschluss mit Wachs erreichte und nun durch Füllen des Trichters mit Wasser allein die älteren Wurzeltheile mit Wasser in Contact brachte. Auch aus Experimenten Senebier's[3]) und Meyen's[4]) mit Keimpflanzen ergiebt sich Gleiches, und im Allgemeinen darf man diese Erfahrungen auch als einen Maassstab für die Aufnahmefähigkeit von Salzen nehmen. Die Annahme De Candolle's[5]), welche übrigens schon bei Grew auftauchte, nach welcher

1) Rohne, Bot. Ztg. [illegible] p. [illegible]
2) Nach Duhamel, Naturgesch. d. Bäume [illegible] Bd. 2, p. [illegible]
3) Physiol. végét. [illegible] Bd. [illegible] p. [illegible] — 4) Physiologie 1838, Bd. 2, p. 18.
5) Physiologie végét. [illegible] Bd. [illegible] p. 261; Physiologie, übers. von Roper 1833, Bd. [illegible] p. [illegible]

die Aufnahme von Wasser und gelösten Stoffen wesentlich durch die wie ein Schwamm wirkende Wurzelhaube vermittelt werden sollte, ist unklaren Vorstellungen über die Stoffaufnahme entsprungen. Auch hat E. Ohlert[1]) gezeigt, dass die Wurzelspitze nicht in besonderer Weise hinsichtlich der Aufnahmefähigkeit bevorzugt ist.

Wasseraufnahme in Blätter. Das allmähliche Straffwerden gewelkter Blätter, nachdem dieselben bis an den Stiel in Wasser getaucht sind, zeigt direkt eine Wasseraufnahme an. Dem entsprechend fanden schon Mariotte[2]) und Hales, dass abgetrennte beblätterte Zweige holziger Pflanzen an der Luft nicht welkten, wenn ein in Verbindung gebliebener beblätterter Zweig in Wasser tauchte. Wird dabei, wie in Fig. 8, der Ast mit Hülfe eines halbirten Korkes in Wasser geführt, so können gleichzeitig die transspirirenden Mengen durch Wägung bestimmt werden. Dass diese nicht unerheblich sind, hat J. Boussingault[4]) gezeigt, aus dessen Experimenten auch hervorgeht, dass durch die Zweigoberfläche nur wenig Wasser eintritt, und dass auch bei Mangel von Spaltöffnungen Wasser in Blätter absorbirt wird. Die Experimente Garreau's[5]) würden erheblichere Wasseraufnahme in Blätter gegeben haben, wenn diese in weniger turgescentem Zustand benutzt worden wären; negative Resultate wurden übrigens von diesem Forscher nur bei unterbliebener Benetzung der Cuticula gewonnen. Gewisse oberirdische Pflanzentheile nehmen übrigens leicht Wasser auf, wie namentlich die an ihren natürlichen Standorten häufig austrocknenden Moose und Flechten zeigen, welche demgemäss beim Eintauchen in Wasser zum Theil (Orthotrichum, Barbula ruralis u. a.) fast augenblicklich in den turgescenten Zustand zurückkehren.



Fig. 8.

Moose und Flechten müssen auch in der Natur zum Theil ihren Wasservorrath direkt aus Regen und Thau entnehmen, und wenn aus den Niederschlägen die Phanerogamen wesentlich durch Vermittlung des Bodens Nutzen ziehen, so dürfte doch ein gewisses Wasserquantum auch durch die benetzten oberirdischen Theile aufgenommen werden. Bei fehlender Benetzung unterbleibt freilich solche Aufnahme, und es ist leicht zu sehen, wie auf den Blättern von Nelumbium oder Nymphaea Regentropfen wie Quecksilber auf einer Glasplatte herumspringen. Vielleicht erlangt auch für manche Phanerogamen die Aufnahme von Wasser durch oberirdische Theile eine höhere Bedeutung. Denn kommt auf Martinique Tillandsia an freischwebenden eisernen Ketten angeheftet fort[6]), so müssen Regen und Thau das nöthige Wasser zuführen. Auf diese Weise tritt gewiss häufiger Wasser in Blätter unvollkommen turgescenter Phanerogamen, und nach J. Boussingault würde auf diesem Wege Vinca und Asclepias merkliche Wassermengen in der Natur aufnehmen. Mit Rücksicht auf die spezifischen Differenzen können natürlich andere Pflanzen negative Resultate ergeben, wie sie Duchartre[7]) in wenig kritisch geführten Experimenten erhielt. Ob die Ansammlung von Regenwasser in den Blattscheiden von Dipsacus sylvestris, Umbelliferen, Bromeliaceen

---

1) Linnaea 1837, Bd. 11, p. 624.
2) Oeuvres de Mariotte 1717, p. 133.
3) Statik der Gewächse 1748, p. 78.
4) Agronom., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 364.
5) Annal. d. scienc. natur. 1849, III sér., Bd. 13, p. 329. Aehnliche Versuche bei Cailletet; ebendas. 1872, V sér., Bd. 14, p. 242; Detmer, Beitr. z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 11.
6) Lit. bei Duchartre, Compt. rend. 1869, Bd. 67, p. 773.
7) L. c. Eine Zusammenstellung in Bot. Ztg. 1863, p. 220, wo verschiedene bezügliche Arbeiten citirt sind.

u. a. einige Bedeutung für die Wasserversorgung dieser Pflanzen hat, ist noch nicht näher untersucht.

Dagegen vermag keine Pflanze Wasserdampf derart zu condensiren, dass Herstellung eines turgescenten Zustandes erreicht wird. Dem entsprechend nahmen epiphytische Orchideen an Gewicht ab, als sie Duchartre (l. c.) frei hängend in feuchter Gewächshausluft hielt. Gleiches fand Unger[1] für Spironema fragrans und Epidendron elongatum. Eine geringe Gewichtszunahme an Spironema fragrans, die Unger beobachtete, dürfte wohl durch Thautropfen vermittelt worden sein, welche sich an dieser Pflanze absetzten[2]. Vollkommen ausgetrocknet condensiren aber Pflanzentheile Wasserdampf, da sie ja etwas Wasser im lufttrocknen Zustand enthalten. In dampfgesättigten Raum gebracht, schreitet die Wasseraufnahme noch weiter, wie das unmittelbar an der Drehung der Grannen von Stipa pennata und Erodium gruinum zu ersehen ist, wie ferner die zunehmende Geschmeidigkeit des Laubes von Laminaria oder von Flechten[3] (Hagenia u. s. w.) lehrt. Nach Sachs[4] erreichen sogar Holzzellwände im dampfgesättigten Raum ihr Quellungsmaximum. Jedenfalls geht aber die Wasseraufnahme in Zellwände nicht weit genug, um Herstellung eines vollkommen turgescenten Zustandes zu gestatten, den auch Flechten und Moose in dampfgesättigter Luft nicht erreichen, selbst wenn sie beim Trocknen lebendig bleiben.

Die Fähigkeit der spaltöffnungsfreien Cuticula, Salze aufzunehmen, demonstrirte J. Boussingault (l. c.) durch ein einfaches Experiment. Wird ein Tropfen verdünnter Lösung von Calciumsulfat, Kalisulfat, Kalinitrat u. s. w. auf das Blatt gesetzt, so schiessen bei rascherer Verdampfung auf der bezüglichen Stelle Kryställchen an, nicht aber, wenn durch Ueberdeckung mit einem Uhrschälchen langsame Verdampfung herbeigeführt wurde. Der genannte Forscher fand durch solche Versuche ferner, dass die Cuticula der Blattunterseite etwas leichter Salze aufnimmt, als die der Blattoberseite. So dürften denn auch wohl in der Natur mit Regen- und Thautropfen in die Blätter lösliche Stoffe aus zuvor angeflogenen Staubtheilen gelangen. Da solche zwischen Moospolstern sich zuweilen in erheblicher Menge einfinden, so mag den auf Felsen u. s. w. wohnenden Moosen wohl eine gewisse Menge von Aschenbestandtheilen auf diesem Wege zugeführt werden. Für die meisten Pflanzen hat eine derartige Quelle wohl kaum Bedeutung, und die von Reinsch[5] aufgestellte Behauptung, der grössere Theil des Kalis und der Phosphorsäure in Pflanzen entstamme der Luft, basirt auf so mangelhaften Versuchen, dass eine Berücksichtigung nicht nöthig ist. Eine bemerkenswerthe Stoffaufnahme durch Luftblätter kommt in den fleischverdauenden Pflanzen zu Stande (§ 47).

Feste Stoffe werden, wie früher erwähnt, in das Innere der Plasmodien von Myxomyceten aufgenommen. Ein hervorragender Gewinn an Nährstoffen scheint auf diesem Wege aber nicht erzielt zu werden, da Sporen, Stärkekörner, Gesteinsfragmente wieder ausgestossen werden, ohne dass merkliche Spuren der Verarbeitung daran zu bemerken wären[6]. Dagegen verarbeiten Monaden in ähnlicher Weise aufgenommene Stoffe. So verdaut Monas amyli Stärkekörner, und Vampyrella vorax zieht offenbar aus verschlungenen Diatomeen und Desmidiaceen Nutzen[7].

Eigenschaften und Bedeutung des Bodens.

§ 14. Die Einführung von Stoffen in die Pflanze geschieht prinzipiell in derselben Weise, gleichviel ob die aufnehmenden Organe in Wasser oder in einem von

1) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1864, Bd. 25, p. 179.

2) Bei Aufsaugen von Thautropfen mag die Wurzelhülle der Orchideen Bedeutung haben. Ueber deren Bau vgl. Leitgeb, Denkschrift d. Wien. Akad. 1864, Bd. 25, p. 179.

3) Einige Bestimmungen über das in Flechten hygroskopisch aufgenommene Wasser theilt Detmer mit, Beiträge z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 18.

4) Arbeit des Würzburger Instituts 1879, Bd. 2. p. 309.

5) Chem. Centralbl. 1871, p. 520.

6) de Bary, Die Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 92; Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, III, p. 335 u. 414.

7) Vgl. Cienkowski, l. c. p. 427 u. Archiv f. mikroskop. Anat. 1865, I, p. 203.

Wasser durchzogenen Boden sich befinden, denn immer können nur Wasser und gelöste Stoffe in die Pflanze gelangen, und stets wird das quantitative Wahlvermögen durch diosmotische Eigenschaften und Stoffumwandlungen regulirt. Immerhin bietet der Ackerboden, Waldboden u. s. w. einige Besonderheiten, welche hier in Kürze dargestellt werden sollen, doch wird nur das Wesen der Stoffaufnahme an dieser Stelle berücksichtigt und erst in dem über Ernährung handelnden Kapitel erörtert werden, in wie weit der Ackerboden gewissen Pflanzen nur anorganische, anderen Pflanzen auch organische Nährstoffe zu liefern hat. Die Eigenschaften des Bodens, welche den Pflanzen nützlich und vortheilhaft sind, bestehen, ausser der Gewährung nöthiger Nährstoffe, wesentlich in Folgendem: 1) gewinnen die Pflanzen durch die in die feste Unterlage eingedrungenen Organe den genügenden Halt, dessen die oberirdischen Theile bedürfen, um frei in die Luft sich erheben zu können, 2) kommen Wurzeln und andere in dem Boden befindliche Theile in diesem von Wasser durchzogenen Substrate sowohl mit Luft, als auch mit Wasser und darin gelösten Stoffen in Contact, 3) werden nutzbare Nährstoffe, mögen sie im Boden durch Verwitterung und Verwesung disponibel oder durch Wasser zugeführt sein, durch absorbirende Eigenschaften der Ackererde zurückgehalten, während doch zugleich diese Nährstoffe in vortheilhafter Weise, nämlich in verdünnter Lösung, der Pflanze zu Gebote stehen. Auch auf die Form, unter welcher die Nährstoffe geboten werden, hat die Absorptionsfähigkeit des Bodens einen erheblichen Einfluss, indem durch dieselbe Salze zersetzt, und so manche nachtheilige Einflüsse verhindert werden, welche u. a. bei Wassercultur durch Auftreten alkalischer Reaction entstehen.

Der fruchtbare Boden ist ein Gemenge von Gesteinsfragmenten und organischen Massen. Je nach der Feinkörnigkeit, der relativen Menge gröberer oder feinerer Partikel, dem Verhältniss zwischen anorganischen und organischen Massen unterscheidet die Landwirthschaft eine Reihe von Bodenarten, auf deren Charakterisirung, sowie auf die Operationen, durch welche der Werth eines Bodens bestimmt zu werden pflegt, wir hier nicht einzugehen haben[1]. Wir halten uns an einen mit einer gewissen Menge organischer Masse versehenen, sogenannten humösen Boden. Ein solcher Boden hält bekanntlich viel Wasser zurück, und wenn er auch eine grössere Menge des aufgesogenen Wassers beim Austrocknen an der Luft allmählich verliert, so ist ein Humusboden doch genügend hygroskopisch, um selbst nach heissen Tagen noch eine gewisse und oft nicht unerhebliche Menge von Wasser zu enthalten, welches freilich zu fest gebunden ist, um Pflanzen nutzbar sein zu können. In einem allzu wasserreichen Boden sind die Räume zwischen den Bodentheilchen mit Wasser erfüllt, doch findet sich normalerweise auch Luft, insbesondere in den grösseren Zwischenräumen (Fig. 9). Die landwirthschaftliche Erfahrung, dass manche unserer Culturpflanzen auf einem zu reichlich von Wasser durchzogenen Boden nur schlecht gedeihen, lehrt, dass das Vorhandensein von Luft im Boden von Bedeutung ist, offenbar weil auf solche Weise Sauerstoff in genügendem Maasse den im Boden befindlichen Pflanzentheilen zugeführt wird. Wie in einem System von Capil-

---

1) Vgl. z. B. A. Mayer, Lehrbuch d. Agrikulturchem. II. Aufl. 1876, Bd. 2, p. 47. E. Wolff, Anleit. z. Unters. landwirthsch. Stoffe 1875, III. Aufl., p. 1.

laren, in welchem Wasser- und Luftsäulchen miteinander abwechseln, wird auch im Boden Wasser durch Capillarität festgehalten, doch ist fester als dieses Wasser dasjenige gebunden, welches an der Oberfläche benetzter Bodentheilchen durch Molekularkräfte als eine freilich sehr dünne Schicht fixirt ist, oder in feine Poren unorganisirter Körper oder in quellungsfähige organisirte Körper eindrang.



Fig. 9. Aus der Wurzelepidermis *e* entspringen die Wurzelhaare *h* u. *h'*. Die festen Bodentheile sind dunkel schraffirt (*T*), die Lufträume (δ, γ u. s. w.) weiss gelassen, die Wassersphären durch geschwungene concentrische Linien bezeichnet. (Nach Sachs.)

Zwischen die Bodentheilchen schieben sich die fortwachsenden Wurzeln und Wurzelhaare, Rhizoiden und Haftfasern cryptogamischer Gewächse, überhaupt die im Boden befindlichen Organe ein, und öfters sind dieselben genöthigt, sich hin und her zu biegen, um weiter in den Boden einzudringen, dessen Fragmente aber auch durch wachsende, insbesondere durch in die Dicke wachsende Organe auseinander getrieben werden. Wie aus der Fig. 9 zu ersehen, welche den Verlauf eines Wurzelhaares im Boden versinnlichen soll, stösst dieses bald an Luft (bei α), bald befindet es sich in Contact mit Wasser, aber auch in ersterem Falle bleibt in dem im allgemeinen dampfgesättigten Raume die Zellhaut mit Wasser imbibirt, und wie auf einer mit Wasser erfüllten Blase wird auf der Zellhaut sich gewöhnlich eine dünne Wasserschicht als Ueberzug finden. Eine solche Schicht wird auch da noch vorhanden sein, wo das Wurzelhaar an Bodentheilchen direkt anstösst (bei z, s, s'), und deshalb ist auch an diesen Stellen Aufnahme von Wasser oder gelösten Stoffen in das Innere der Pflanze noch nicht ausgeschlossen. Dieses gilt auch dann noch, wenn, wie Fig. 10 darstellt, Umwachsen und Verwachsen der Wurzelhaare, Rhizoiden u. s. w. mit Bodenpartikeln eintritt, wobei die Wurzelhaare öfters absonderliche Gestalten annehmen und so die Bodentheilchen umfassen, dass eine Trennung ohne Verletzung nicht möglich ist.

Tritt Wasser an irgend einer Stelle in die Wurzel, so wird das entzogene Wasser aus benachbarten Zonen ersetzt, und überhaupt eine rückgreifende Was-

bewegung im Boden erzielt, vermöge welcher, wie wohl zuerst Schulz-Fleeth[1]) richtig hervorhob, die Pflanze sich Bodenmassen nutzbar macht, in die kein Theil des Wurzelsystemes eindrang. Mit abnehmendem Wassergehalt im Boden wird es der Pflanze immer schwieriger, die genügenden Wassermengen zu erhalten, nicht nur weil der Wasservorrath überhaupt abnimmt, sondern auch weil die zuerst in einen trockenen Boden eintretenden Wassertheile fester gebunden werden. Deshalb wird endlich ein Zustand herbeigeführt, in welchem die Pflanze dem Boden die noch vorhandenen Wassertheile nicht mehr zu entziehen vermag, und wie die Pflanze selbst Wasserdampf aus der Luft nicht genügend condensirt, um das zum Fortkommen nöthige Wasser zu gewinnen, kann auch der Boden nicht durch Verdichtung von Wasserdampf eine Pflanze in geeigneter Weise mit Wasser versorgen. Uebrigens bleibt eine transspirirende Pflanze noch in einem Boden turgescent, aus dem selbst durch namhafte Zusammendrückung Wasser nicht ausgepresst wird.

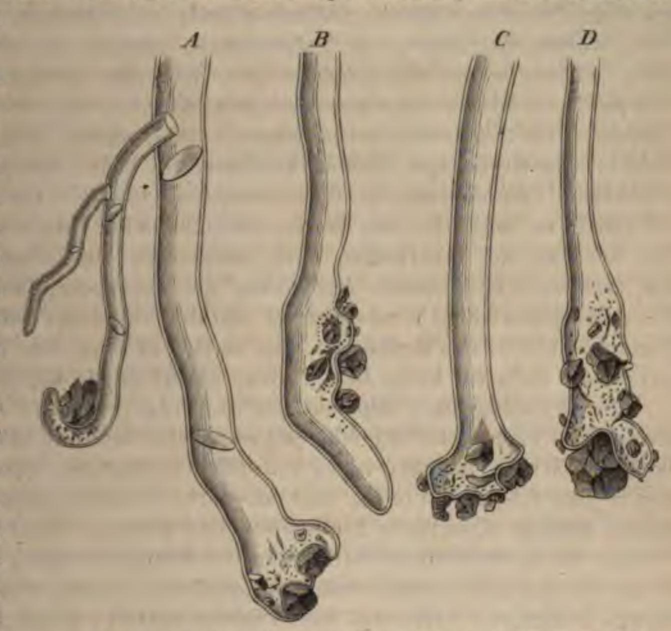


Fig. 10. A. Rhizoid von Polytrichum juniperinum und B. von Marchantia polymorpha ($^{240}/_{1}$). C. Wurzelhaar von Poa annua. D. dgl. von Draba verna ($^{320}/_{1}$). Die Präparate wurden durch ganz leichtes Abschwenken der Objekte in Wasser gewonnen.

Eine bedeutungsvolle Eigenschaft der Ackererde ist deren Fähigkeit, viele anorganische und auch organische Körper einer Lösung zu entziehen, so dass z. B. Mistjauche, wenn sie durch eine genügend mächtige Bodenschicht filtrirt wird, ziemlich farblos abläuft und von gewissen anorganischen Körpern nur noch Spuren enthält. Insbesondere mit Rücksicht auf die anorganischen Stoffe ist die Absorptionsfähigkeit der Bodenarten zahlreichen Untersuchungen unterworfen worden, nach welchen von den für die Pflanze wesentlich in Betracht kommenden Stoffen Kali, Ammoniak, Natron, Kalk, Magnesia, Phosphorsäure, häufig auch Kieselsäure reichlich in einem Ackerboden zurückgehalten, Schwefelsäure und Salpetersäure dagegen nicht oder kaum absorbirt werden. Die oben genannten Alkalien und alkalischen Erden werden sowohl dann zurückgehalten, wenn sie als Oxyde, als auch dann, wenn sie als Salze in den Boden gelangen. Im letzteren Falle vollzieht sich aber eine Umlagerung, so dass nach

---

1) Der rationelle Ackerbau 1856, p. 131 u. 168.

Zusatz des Sulfates, Nitrates oder der Chlorverbindung eines Alkalis das entsprechende Salz einer alkalischen Erde, zumeist ein Calciumsalz, in Lösung geht, während ein Alkaliphosphat ohne solche Auswechslung absorbirt wird. Zumeist ist die Stärke der Absorption für Oxyde und Salze der Alkalien und alkalischen Erden durch die folgende Reihenfolge: Kalium, Ammonium, Magnesium, Natrium, Calcium gekennzeichnet, und hiernach ist es auch verständlich, warum bei Zusatz von Salzlösungen zumeist ein Calciumsalz in Lösung geht, Lösungen der Calciumsalze aber nur sehr geringe Absorption zeigen. Uebrigens werden ausser den genannten Körpern noch viele Metalle aus ihren Lösungen im Boden niedergeschlagen[1], und ebenso nicht wenige organische Stoffe, wie Gerbsäure, Farbstoffe absorbirt. Auch Gase erfahren z. Th. eine erhebliche Condensation in einem humösen Boden. Von jedem Körper wird natürlich so lange in den Boden aufgenommen, bis eine Sättigung erreicht ist, doch ist im Ackerboden unter natürlichen Verhältnissen wohl selten oder nie eine so weit gehende Anhäufung der absorptionsfähigen Stoffe gegeben. Die Absorption hängt ferner, ausser von der Natur des Salzes, in hohem Grade von der Qualität des Bodens ab, und es ist bekannt, dass ein aus Quarzkörnern gebildetes Substrat kaum bemerkliche absorbirende Eigenschaften besitzt.

In physiologischer Hinsicht hat die Frage, wie die Absorption zu Stande kommt, ob eine chemische oder physikalische Bindung thätig ist, nur untergeordneten Werth, dagegen ist es von hoher Bedeutung, dass die Absorption keines Stoffes eine absolute ist, und erneuerte Wassermassen dem Boden dauernd kleine Mengen absorbirter Stoffe entziehen können. Noch wirksamer als reines Wasser ist in dieser Hinsicht kohlensäurehaltiges Wasser, und in noch höherem Grade verdünnte Salzsäure oder Salpetersäure, durch welche sogar die ganze Menge absorbirter Stoffe aus einem Boden entfernt werden kann. Ebenso können auch manche Salzlösungen durch die schon erwähnten Umsetzungen lösend auf gewisse Bodenbestandtheile wirken. Das Bodenwasser ist demgemäss stets, wie das auch das ablaufende Drain- und Lysimeterwasser beweist, eine wenn auch sehr verdünnte Salzlösung, bei deren Herstellung die im Boden durch Verwesung organischer Stoffe und durch Athmung lebender Pflanzentheile entstehende Kohlensäure begünstigend mitwirkt. Für diese Bodenlösung kommen aber nicht allein die zuvor absorbirten Stoffe in Betracht, da durch Verwitterung von Gesteinsfragmenten, welche durch Kohlensäure, Sauerstoff und Salzlösungen mehr oder weniger beschleunigt wird, bis dahin unzugängliche Stoffe disponibel werden und nun entweder in Lösung gehen oder zunächst im Boden absorbirt und zurückgehalten werden. Eben dieses geschieht auch mit denjenigen Aschenbestandtheilen, welche durch Verwesung organischer Körper wieder in Freiheit gesetzt werden. Hierbei ist das allmähliche Fortschreiten der Verwesung bedeutungsvoll, indem so nur nach und nach Salpetersäure entsteht und von dieser für Ernährung der Pflanzen wichtigen Stickstoffverbindung immer nur kleine Mengen im Boden vorhanden sind. In dieser Weise ist erreicht, dass von dem werthvollen Stickstoffmaterial erhebliche Mengen durch Wasser nicht ausgewaschen werden.

Das Bodenwasser ist somit immer eine verdünnte Lösung, welche in einem

---

1) Sehr reichlich z. B. Kupfer, Nobbe, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 272.

fruchtbaren Boden die für eine Pflanze nothwendigen Stoffe dauernd enthält, denn wenn die Pflanze von einem gelösten Stoffe etwas aufnimmt, geht eine kleine Menge dieses Stoffes aus dem absorbirten in den gelösten Zustand über. Dabei ist nicht nur diejenige Bodenlösung und diejenige Bodenmasse der Pflanze dienstbar, welche unmittelbar die Wurzeln oder andere aufnehmende Organe umgibt. Denn wird der Bodenlösung ein Körper entzogen, so bringt das gestörte Gleichgewicht einen nach dem aufnehmenden Organe hin gerichteten Diffusionsstrom zu Wege und die Herbeiführung gelöster Stoffe aus ferneren Bodenmassen wird durch die Wasserbewegung beschleunigt, welche in Folge der Wasseraufnahme in die Pflanze in gleichsinniger Weise erzeugt wird. So können also, falls Wassergehalt und Beschaffenheit des Bodens kein Hinderniss bilden, den aufnehmenden Organen sehr entfernte Bodenmassen der Pflanze nutzbar werden. Die Landpflanze wird übrigens durch die Bodenlösung in analoger Weise mit gelösten Stoffen versorgt, wie eine Wasserpflanze durch die sie umgebende verdünnte Lösung. Der mit der Absorption verknüpften Umsetzungen halber können anorganische Nährstoffe, auch wenn sie in verschiedener Verbindung in den Boden gelangten, dennoch der Pflanze in der Bodenlösung in wesentlich gleicher Form geboten sein.

Die in der Erde befindlichen Pflanzenorgane begünstigen schon durch Produktion von Kohlensäure die Bereicherung des Bodenwassers an löslichen Stoffen, wirken aber ausserdem, wenigstens vielfach, durch Ausscheidung nicht flüchtiger Säuren lösend auf die Umgebung. Doch dürfte solche Ausscheidung von Säure nicht unter allen Umständen stattfinden, und sicher ist, dass bei Zusatz geeigneter Nährstoffe zum Boden und ebenso durch entsprechende Zusammensetzung einer wässrigen Nährlösung eine alkalische Reaktion durch die Pflanze erzeugt wird (§ 12). In einem normalen Ackerboden scheinen indess die meisten Pflanzen aus jüngeren Wurzeltheilen und aus Wurzelhaaren Säure auszuscheiden, deren Existenz durch die Reaktion auf das den Wurzeltheilen angepresste Lakmuspapier und ferner durch die Wirkung auf polirte Marmorplatten nachzuweisen ist. Werden nämlich solche in horizontaler Lage in die Erde eines Blumentopfes gebracht, so, dass die abwärts strebenden Wurzeln eine Strecke weit der Platte angeschmiegt fortwachsen müssen, so zeichnen Wurzeln und Wurzelhaare ihren Verlauf als Aetzfiguren auf. Die mit säurehaltigem Wasser imprägnirte Zellwand wirkt hier in ähnlicher Weise wie Thierblase oder Streifen von Fliesspapier, welche nach Imprägnation mit säurehaltigem Wasser in Contact mit einer Marmorplatte Calciumcarbonat lösen und sogleich die entstehende Lösung imbibiren. In solchem Sinne machen Wurzeln und Wurzelhaare lösende Wirkungen auf Bodentheilchen und die in diesen absorbirten Nährstoffe geltend, wenn sie in der Erde mit jenen in Contact kommen. Auf grössere Distanzen wird die Säure, auch wenn sie in das umspülende Bodenwasser gelangt, direkt nicht wirken, indem dieselbe durch die in der nächsten Umgebung hervorgerufenen Zersetzungen bald neutralisirt sein muss. Somit ist für solche direkte Aktion die Ausbreitung der Wurzeln und Wurzelhaare von wesentlichem Belang, übrigens erleichtert natürlich eine Ausbreitung der Wurzeln auch dann die Ausbeutung grösserer Bodenmassen, wenn es sich nur um Ueberführung der im Bodenwasser gelösten Körper in die Pflanze handelt.

Voraussichtlich ist das Quantum von Nährstoffen, welches Pflanzen durch die lösende Wirkung secernirter Säure gewinnen, für verschiedene Pflanzen different und für dieselbe Pflanze je nach Qualität des Bodens und anderen äusseren Bedingungen variabel. Bei Cultur in mit Nährlösung versetztem Quarzsand oder bei Wassercultur hat eine solche Ausscheidung von Säuren keine wesentliche Bedeutung, sofern Entstehung alkalischer Reaktion vermieden ist. Dagegen mögen in manchen Bodenarten einzelne Stoffe erst durch lösende Wirkungen der Pflanze in genügender Menge oder vielleicht überhaupt erst zugänglich werden. Thatsächlich ist in manchen Fällen die Ausscheidung löslich machender Stoffe unerlässlich, um die Aufnahme einzelner Nährstoffe zu ermöglichen oder Pflanzen die Bedingungen für ihre Existenz zu schaffen. Es sei hier nur an die fleischverdauenden Phanerogamen erinnert, bei denen durch secernirte Säure und Ferment Proteinstoffe in lösliche Form gebracht werden, und an Pilze, welche gleichfalls durch Secrete auf ihr Substrat wirken, sei es um so direkt Nährstoffe zu gewinnen oder vermöge lösender Wirkungen den Weg ins Innere eines Organismus zu finden.

Wasserhaltende Kraft. Im Allgemeinen sind oben die Ursachen angedeutet, durch welche Wasser in einem Boden zurückgehalten wird, und es ist hier nicht Absicht, näher auf die Bedeutung von Qualität, Feinkörnigkeit und andere für die wasserhaltende Kraft eines Bodens bedeutsame Umstände einzugehen, da es sich hierbei um ein für die Agrikultur, nicht aber für reine Physiologie bedeutungsvolles Thema handelt [1]. Durchgehends enthalten im gesättigten Zustande Sandbodenarten am wenigsten, humöse Bodenarten am meisten Wasser. Meister [2] fand u. a., dass 1000 Gewichtstheile eines Sandbodens 304, eines Torfbodens 1052 Gewichtstheile Wasser absorbiren, Werthe, zwischen welche die für andere Bodenarten von diesem Forscher gefundene wasserhaltende Kraft zu liegen kommt. Die Wassermenge, welche ein Boden zurückhält, wenn er auf einem Trichter mit Wasser übergossen wird, ist übrigens kein Maassstab für die Menge Wasser, welche die Pflanze aus einem Boden beziehen kann. Denn verschiedene Bodenarten enthalten lufttrocken sehr ungleiche Wassermengen, welche im allgemeinen der Pflanze nicht nutzbar sind, weil diese einem lufttrockenen Boden nennenswerthe Wasserquantitäten nicht entnimmt. Eine annähernde Vorstellung über die Wassermengen, welche einer Pflanze in verschiedenen mit Wasser gesättigten Bodenarten zur Verfügung stehen, geben von Sachs [3] ausgeführte Experimente. In diesen wurde die wasserhaltende Kraft eines Bodens mit dem Wassergehalt verglichen, welcher das Welken einer mässig transpirirenden Pflanze nicht zu hindern vermochte. Eine junge Tabakpflanze welkte unter solchen Umständen, als der Boden noch 12,3 Proc. seines bei 100° C. bestimmten Trockengewichtes enthielt, und da dieser Boden im gesättigten Zustande 46 Gewichtsprocent Wasser einschloss, so waren für die Tabakpflanze 46—12,3=33,7 Proc. Wasser in dem gesättigten Boden disponibel. Diese verwendbare Wassermenge war in einem Lehmboden 52,1 — 8 = 44,1 Proc. und in einem grobkörnigen Quarzsande 20,8 — 1,5 = 19,3 Proc. nach Experimenten, welche mit ähnlichen Tabakpflanzen in der besagten Weise ausgeführt wurden. Die Wassergehalte von 12,3, resp. 8, resp. 1,5 Proc. stimmen annähernd mit dem Wassergehalte der bezüglichen lufttrockenen Bodenarten. Zugleich ersieht man aus diesen Angaben, dass eine Pflanze einem Humusboden nicht so weitgehend Wasser entreissen kann als einem Sandboden, doch sind, wenn wassergesättigte Bodenarten vorliegen, in einem Humusboden grössere

---

1) In Lehrbüchern d. Agrikulturchemie sind die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens ausführlicher behandelt. Es sei deshalb hier z. B. auf A. Mayer, Lehrbuch d. Agrikulturchemie II. Aufl. 1876, Bd. II, und auf Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. Physiologie IX. Aufl. 1876 verwiesen.

2) Jahresbericht d. Agrikulturchemie 1859 — 60, p. 40.

3) Versuchsstat. 1859, Bd. I, p. 234.

Wassermengen für die Pflanzen disponibel, weil die wasserhaltende Kraft erheblich grösser ist, als die des Sandbodens.

So lange der Boden nicht lufttrocken ist, wird also eine Pflanze demselben immer noch etwas Wasser entreissen können, wie das gleichfalls aus Experimenten von Sachs[1]) hervorgeht. Dieser stellte in einem geräumigen Glasgefäss, dessen Boden mit einer Wasserschicht bedeckt war, einen Blumentopf so auf ein umgekehrtes Becherglas, dass Wasser nicht direkt in Contact mit dem Blumentopf kam. Das Glasgefäss wurde dann mit einem halbirten Glasdeckel zugedeckt, durch dessen centrale Durchbohrung die Pflanze in die Luft ragte, während der Topf und sein Inhalt in einem nahezu dampfgesättigten Raume sich befanden. In einem Experimente wurde zu solcher Zusammenstellung eine Pflanze von Phaseolus multiflorus verwandt, welche in lehmiger Gartenerde erwachsen war und, nachdem sie 3 Blätter entfaltet hatte, so lange ohne Begiessen an der Luft blieb, bis die Blätter zu welken begannen. Da die Blätter sich wieder erholten und während Juni und Juli sich straff erhielten, so genügte der Wassergehalt, welchen der Boden im dampfgesättigten Raum annahm und erhielt, um der Pflanze dauernd ein gewisses Quantum Wasser zuzuführen. Doch reichte diese Wassermenge nicht aus, um die Pflanze normal fortkommen zu lassen, denn während der Dauer des Experimentes wurden neue Blätter nicht entfaltet. Minder günstig fiel ein Versuch mit einer in Buchenhumus cultivirten Tabakpflanze aus. Da bei diesem Experimente immer nur beschränkte Wasserzufuhr möglich ist, so muss natürlich eine zu stark transpirirende Pflanze unvermeidlich welken. Bei der Ausführung der Versuche wird allerdings in Folge von Temperaturschwankungen gelegentlich eine gewisse Thaubildung im Boden stattgefunden haben, doch würde auch ohne solche obiges Resultat erzielt werden, wenn eine Pflanze einem Boden bis zu dessen Lufttrockenheit etwas Wasser zu entziehen vermag, und übrigens die Transpiration auf ein entsprechend geringes Maass gebracht wird. Die Annahme A. Mayer's[2]), dass nur durch Thaubildung der Erfolg der von Sachs ausgeführten Experimente zu erklären sei, kann ich nicht als gerechtfertigt anerkennen.

Absorption im Boden. Die Eigenschaft des Ackerbodens, gelöste Stoffe zurückzuhalten, wurde von Gazzeri[3]) entdeckt, von Th. Way[4]) durch schon umfassendere Arbeiten erwiesen, und dann namentlich von Liebig[5]) deren hohe Bedeutung im Naturhaushalt hervorgehoben. Seitdem sind zahlreiche Arbeiten darauf gerichtet gewesen, die thatsächlichen Vorgänge und die Ursachen der Absorption festzustellen[6]). Die Frage nach dem Mechanismus der Absorption kann hier nur angedeutet werden. Während Liebig und Andere geneigt waren, die Absorption als physikalisches Phänomen anzusehen, wurde dieselbe von Rautenberg, A. Beyer und Andern als ein chemischer Prozess angesprochen. Die bezügliche Discussion ist übrigens zum guten Theil gegenstandslos, da die Grenze zwischen Chemie und Physik eine willkürliche und der Natur der Sache nach überhaupt unbestimmt ist. Thatsächlich sind aber chemische Umlagerungen im Spiele, wenn etwa aus Chlorkalium das Kalium im Boden zurückgehalten wird, während Chlorcalcium in Lösung geht, doch dürften andere Stoffe, wie z. B. Farbstoffe, in dem Boden ohne eingreifende Umlagerungen, in analoger Weise wie in Kohle oder in geronnenem Eiweiss, fixirt werden. Nach zahlreichen Untersuchungen, welche namentlich auch durch die aus neuerer Zeit stammenden Experimente bestätigt wurden, kann kein Zweifel sein, dass speziell Alkalien und alkalische Erden wesentlich durch Bildung von Silicaten im Boden fixirt werden. Dem entsprechend hört die Absorptionsfähigkeit des Bodens für Salze der Alkalien und alkalischen Erden auf, wenn durch Kochen mit Salzsäure alle Hydrosilicate zerstört sind und damit eine Auswechselung des Alkalis gegen eine alkalische Erde unmöglich gemacht ist. Dagegen werden auch dann noch ätzende Alkalien absorbirt, indem dieselben mit der vorhandenen Kieselsäure eine unlösliche Verbindung eingehen. So gewiss nun die Entstehung der Silicate

---

1) L. c. p. 236.
2) Lehrbuch d. Agrikulturchemie 1876, Bd. 2, p. 135.
3) Siehe Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 56.
4) Journal of the Royal Agric. Soc. 1850, Bd. XI, p. 313 u. Bd. XV, p. 91.
5) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1858, Bd. 105, p. 109.
6) Ausser den genannten Werken von A. Mayer u. Liebig, vgl. namentlich van Bemmeln, Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 135 u. 1879, Bd. 23, p. 263.

wohl die wesentlichste Ursache für Fixirung der Basen ist, so sicher gibt es doch auch andere Absorptionsvorgänge, in denen die Bindung in anderer Weise zu Stande kommen muss, denn manche Farbstoffe, Gerbsäure und überhaupt Körper, die in keiner Beziehung zu Silicatverbindungen stehen können, werden im Boden zurückgehalten. Deshalb muss die Gesammtmenge der Alkalien und alkalischen Erden nicht unter allen Umständen durch Silicatbildung festgehalten werden, und es liegt nahe, dass z. B. Aluminiumoxyd oder Eisenoxyd, wenn sie im Boden vorhanden sind, etwas Ammoniak binden, ferner dass auch unlösliche Phosphate bei der Absorption eine Rolle spielen.

Die Nährlösung im Boden. Durchgehends enthält das Bodenwasser nur geringe Mengen anorganischer und organischer Stoffe, wie dieses sogleich der geringe Substanzgehalt der Drain- und Lysimeterwässer beweist, und nur ausnahmsweise kommen auf salzigem Boden Bodenlösungen von erheblicherer Concentration vor. Direkte Versuche haben auch gezeigt, welche geringen Mengen von absorbirten Stoffen an Wasser abgegeben werden. Peters[1]) fand z. B., dass zum Entziehen von 1 Theil Kali 28000 — 36600 Theile Wasser nöthig waren, Bretschneider[2]) dass 51612 Theile Wasser nur 1 Theil Phosphorsäure auflösten. Dass auch die nicht absorbirten Stoffe in nur geringer Menge vorhanden sind, ist für die Oeconomie des Bodens bedeutungsvoll. Denn so wird ein Verlust an Salpetersäure vermieden, welche allmählich aus Ammoniak oder unlöslichen Stickstoffverbindungen entsteht. Letztere können übrigens gelegentlich in reichlicher Menge vorhanden sein, ohne dass der Stickstoffbedarf der Pflanze gedeckt wird, falls die Aufschliessung jener zu langsam fortschreitet[3]).

Das Aufschliessen von Gesteinen, sowie die Ueberführung von absorbirten Stoffen in Lösung wird sehr wesentlich begünstigt durch Salzlösungen[4]) und durch Kohlensäure. Letztere wird in einem Ackerboden durch Verwesung organischer Reste, ferner durch Oxydation des schon vorhandenen Humus dauernd gebildet[5]). Demgemäss enthält die Bodenluft relativ viel Kohlensäure und ist in einem Humusboden reicher an diesem Gase, als in einem Sandboden. In letzterem fand Boussingault[6]) den Kohlensäuregehalt der eingeschlossenen Luft bis auf 0,24 Volumenproc. zurückgehend, während die aus frisch gedüngter Erde ausgezogene Luft bis 9,7 Volproc. Kohlensäure enthielt, wobei noch zu beachten ist, dass die Kohlensäure, wie auch andere Gase, in einem Humusboden in nicht unerheblichem Maasse verdichtet wird[7]). Dass der Dünger auch durch Kohlensäurebildung und das hierdurch vermittelte Löslichmachen von Salzen Bedeutung hat, wurde schon von de Candolle[8]) hervorgehoben.

Wurzeln, Rhizoide u. s. w. unterstützen das Löslichmachen von Bodenbestandtheilen durch Produktion von Kohlensäure und wirken ausserdem noch durch die Ausscheidung nicht flüchtiger Säuren. Die Ausgabe von Kohlensäure durch Wurzeln kann nach dem Vorgang von Liebig demonstrirt werden, indem man unverletzte Wurzeln in mit neutraler Lakmustinktur versetztes Wasser einstellt; es entsteht dann eine Röthung, welche beim Kochen wieder verschwindet.

Schon Moldenhawer[9]) nahm an, dass jüngere Wurzeltheile Stoffe ausscheiden, welche Nährstoffe in gelöste und zur Aufnahme in die Pflanze geeignete Form überführen, ohne

1) Versuchsst. 1860, Bd. 2, p. 135. 2) Jahresb. für Agriculturchemie, 1865, p. 22.

3) Vgl. Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I. p. 289 u. 321 und ebend. 1861, Bd. 2, p. 14. W. Wolf Landwirthschaftl. Jahrb. Bd. II, p. 70.

4) Ueber Einfluss von Salzlösungen auf Löslichmachen von Bodenstoffen, siehe Peters Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 138; A. Beyer, Annalen d. Landwirthschaft. 1868, Bd. 22, p. 104. — Ueber Wirkung v. Kohlensäure vgl. Peters l. c. p. 136; Bretschneider, Jahresb. d. Agriculturchemie 1866, p. 43; Beyer, Versuchsst. 1871, Bd. 14, p. 317.

5) Saussure, Rech. chimiq. 1804, p. 180. Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur 1876, IX. Aufl. p. 22.

6) Agronomie etc. 1861, Bd. 2, p. 130.

7) Literatur: E. Reichardt, Jahresb. für Agriculturchemie 1866, p. 24; G. Döbrich, Annalen d. Landwirthschaft 1868, Bd. 52, p. 181; G. Ammon in Wollny, Forschungen a. d. Gebiete d. Agrikulturphysik 1879, Bd. II. Referat im Chem. Centralblatt 1879, p. 718.

8) Physiologie, übersetzt von Röper 1833, Bd. I, p. 60.

9) Beiträge zur Anatomie d. Pflanzen, 1812, p. 312.

sich indess über die Natur dieser Ausscheidungen näher auszusprechen. C. Sprengel[1]) dagegen lässt die Wurzeln Säuren ausscheiden, und wie de Candolle[2]) bereits die lösenden Wirkungen von Flechten auf ihr Substrat als durch secernirte Säuren veranlasst ansprach, hat späterhin Liebig[3]) vertiefte Linien, welche im Boden liegende Kalkgeschiebe häufig zeigen, richtig gedeutet, nämlich als eine Folge der Aktion, welche die mit säurehaltiger Flüssigkeit imprägnirten Zellwandungen der Wurzeln ausüben. Diese Säureausscheidung durch Wurzeln, Rhizoiden, Haftfasern lässt sich durch die Röthung constatiren, welche an eine Wurzel angedrücktes Lakmuspapier erfährt, und zugleich ist durch die bleibende Röthung festgestellt, dass es sich um eine andere Säure als um die flüchtige Kohlensäure handelt[4]). Sehr schön wird die durch Säuren vermittelte lösende Wirkung der Wurzeln demonstrirt, wenn man, wie das Sachs[5]) that, in einen Blumentopf eine polirte Marmorplatte legt, diese genügend hoch mit Erde bedeckt und nun in dieser eine Pflanze, etwa eine Bohne oder eine Sonnenrose, aus Samen erzieht, oder auch eine Pflanze mit schon entwickeltem Wurzelsysteme in den Boden eingepflanzt. Die beim Fortwachsen auf die Marmorplatte auftreffenden Wurzeln wachsen auf dieser hinkriechend weiter, und indem sie etwas Kalk an der Contactstelle auflösen, ist, je nach der Intensität der Wirkung, ihr Verlauf durch matt geätzte Streifen oder auch durch merklich vertiefte Furchen gekennzeichnet. In günstigen Fällen erhält man so eine Corrosionsfigur, welche nicht nur die Contactstellen der Wurzeln und Wurzelfasern, sondern auch der Wurzelhaare erkennen lässt. Undeutlichere Corrosionen kann man sichtbar machen, indem man weisse Marmorplatten mit Eisenocker oder Zinnober, schwarze Marmorplatten mit Zinkweiss oder Wismuthweiss abreibt.

In analoger Weise hat Sachs auf Platten aus Dolomit, Magnesit und Osteolith Corrosionsbilder von Wurzeln dargestellt. Dagegen blieben bei Anwendung von Gypsplatten diejenigen Stellen glatt, an welchen Wurzeltheile auflagen, während die übrige Fläche der Platte rauh erschien. Hier verhindert die Bedeckung mit Wurzeln die vom Bodenwasser auf den Gyps ausgeübte lösende Wirkung, und deshalb kann nach mehrwöchentlicher Dauer des Versuches der Verlauf der Wurzeln sogar durch schwach erhabene Leisten auf der Gypsplatte gekennzeichnet sein.

Die scharfe Abzeichnung des Verlaufes einer Wurzel auf einer Marmorplatte spricht dafür, dass nicht durch Kohlensäure die Corrosion erzeugt wird. Weiter lässt sich aus der Beschränkung der Corrosion auf die Contactstelle entnehmen, dass die mit säurehaltigem Wasser imbibirte Zellwand in analoger Weise lösend wirkt, wie ein Streif Fliesspapier oder Thierblase, welche nach Tränkung mit säurehaltigem Wasser auf eine Marmorplatte gelegt wurden. Der löslich gemachte Körper wird dann unmittelbar in die Thierblase und ebenso in die Zellwand imbibirt und eventuell weiter in das Innere der Zelle eingeführt und kann so der Pflanze incorporirt werden, ohne dass von dem Bodenwasser erhebliche Mengen des gelösten Wassers fortgeführt werden. Den Modus dieser Aufnahme kann man veranschaulichen, indem man, wie es Zöller[6]) auf Veranlassung Liebig's that, die eine Oeffnung eines U-Rohres mit Blase zubindet und nun mit etwas Salzsäure versetztes Wasser so einfüllt, dass der abgeschlossene Schenkel ganz mit Flüssigkeit angefüllt ist. Bringt man dann Stückchen von Calciumcarbonat, Calciumphosphat u. s. w. auf die feuchte Blase (Fig. 11 bei *a*), so lässt sich in der Innenflüssigkeit nach einiger Zeit Calcium oder Phosphorsäure nachweisen.



Fig. 11.

Welche Säure zumeist von den Wurzeln ausgeschieden wird, ist noch näher festzustellen. Zwar sprechen Becquerel und ebenso Oudemanns und Rauwenhoff (l. c.) Essigsäure als die secernirte Säure an, doch ist ein bestimmter Beweis hierfür nicht in den Arbeiten dieser Autoren zu finden. Es ist in der That sehr fraglich, ob immer dieselbe

1) Die Lehre vom Dünger, 1839, p. 23.
2) Physiol., übers. von Röper, 1833, Bd. I, p. 191.
3) Annalen d. Chemie u. Pharm. 1858, Bd. 105, p. 139.
4) Becquerel. Archiv. de Botanique 1833, Bd. I, p. 400; Oudemans u. Rauwenhoff, Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 220.
5) Bot. Zeit. 1860, p. 117.
6) Versuchsstat. 1863, Bd. 5, p. 45.

Säure ausgeschieden wird, und nach den früher (§ 12) mitgetheilten Erfahrungen dürfen wir erwarten, dass gelegentlich auch Salzsäure die wirkende Säure sein wird. Denn da eine wässrige Lösung gewöhnlich sauer und oft sehr sauer durch Salzsäure wird, wenn genügende Mengen von Chlormetallen der Pflanze geboten sind, so dürfte sicherlich dieselbe Säure auch unter geeigneten Verhältnissen durch eine im Boden cultivirte Pflanze producirt werden. Die citirten Erfahrungen lehren ferner, dass Säure nicht in jeder Nährflüssigkeit gebildet wird, und sogar alkalische Reaktion entstehen kann. So wird denn eine Pflanze wohl auch in einem Humusboden nicht unter allen Umständen gleiche Mengen Säure ausscheiden, und vielleicht wird die Secretion von Säure unter gewissen Verhältnissen ganz unterbleiben. Auf eine vereinzelte Beobachtung von M. Schulz[1]), nach welcher die Wurzeln keimender Leguminosen und Gramineen gegen angedrücktes Lakmuspapier nicht sauer, sondern sogar schwach alkalisch reagirten, können noch keine weitergehenden Schlüsse gebaut werden. — Uebrigens kann eine organische Säure im Vereine mit dem Salze einer anorganischen Säure stärker lösend wirken, wie dieses Emmerling[2]) darthat. Nach diesem wird Kalkspath von einer Oxalsäurelösung, welche im Liter $^1/_{100}$ Molekül Säure enthält, nur sehr unbedeutend, nach Zusatz von etwas Salpeter aber viel stärker angegriffen. Es erklärt sich dieses daraus, dass die Oxalsäure ein wenig Salpetersäure austreibt, deren Entfernung durch Vereinigung mit Calcium eine fortschreitende Zersetzung des Salpeters und damit eine dauernde Bildung kleiner Mengen von Salpetersäure zur Folge hat.

Sicherlich hat in gegebenen Fällen die lösende Wirkung der Wurzeln, Rhizoiden u. s. w. Bedeutung für den Gewinn der Nährstoffe, doch können sicherlich auch ohne solche Aktion Pflanzen die genügende Menge von Nährstoffen aus einem Ackerboden beziehen, der die fraglichen Körper reichlich genug enthält. Jedenfalls ist Liebig's[3]) Annahme ungerechtfertigt, dass die Landpflanze die Gesammtmenge ihrer Aschenbestandtheile nur durch die lösende Wirkung der Wurzeltheile dem Boden entreissen könne. Die vielfachen Expirimente, welche angestellt wurden, um Liebig's Ansicht zu stützen oder zu widerlegen, kann ich füglich übergehen[4]), da aus keinem derselben einigermaassen zu entnehmen ist, welche Bedeutung in einem konkreten Falle die lösende Aktion der Wurzel für Gewinn der anorganischen Nährstoffe hatte. Wenn in den von Nägeli und Zöller[5]) angestellten Versuchen eine Bohnenpflanze gut in einem Topfe gedieh, der mit einer anorganischen Nährstofflösung gesättigt war, dagegen spärliche Ernte in einem Topfe lieferte, welcher nur wenig von dieser Nährlösung enthielt, so ist doch daraus nicht zu folgern, wie das Liebig that, dass die Nährstoffe durch lösende Wirkung der Wurzeln gewonnen werden müssen. Denn bei geringerem Vorrath an absorbirten Nährstoffen werden diese durch das Bodenwasser nicht so reichlich der Pflanze dargeboten als da, wo eine grössere Menge absorbirter Stoffe im Boden enthalten ist.

In einem Boden freilich, in welchem die vorhandenen Nährstoffe nicht oder unzureichend durch das Bodenwasser, aber reichlich genug durch Säuren gelöst werden, würde die direkte Aktion der Wurzeln relativ bedeutungsvoll oder auch unentbehrlich zur Gewinnung genügender Mengen anorganischer Bestandtheile sein können. Ob derartige Verhältnisse vorkommen, ist bis dahin nicht constatirt, doch wird man wohl annehmen dürfen, dass z. B. bei Flechten und Moosen, welche sich auf nackten Felsblöcken ansiedeln, die von den Haftfasern und Rhizoiden ausgeübte lösende Aktion von Wichtigkeit für Gewinn der Aschenbestandtheile ist, denn wenn diese auch vielfach durch Staub herbeigeführt werden, so möchte diese Quelle in den oft sehr staubfreien höheren Lagen der Alpen schwerlich genügend sein. Zugleich ist diese lösende Wirkung bedeutungsvoll, wo es sich darum handelt, nackte Felsen der Vegetation dienstbar zu machen. Die Haftfasern und Rhizoide von Moosen und Flechten dringen nämlich zwischen die durch lösende Wirkung jener auf-

---

1) Journal für prakt. Chemie 1862, Bd. 87, p. 135.

2) Berichte d. Chem. Gesellsch. 1877, Bd. 10, p. 650.

3) L. c. p. 138, auch in d. IX. Aufl. (1876) d. Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. s. w. wird die gleiche Ansicht vertreten.

4) Ein Theil dieser Literatur ist citirt bei A. Mayer, Lehrb. d. Agrikulturchemie 1876, II. Aufl., p. 104.

5) Annalen d. Chemie u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 139 und Versuchsstat. 1863, Bd. 5, p. 40. — Aehnliche Versuche stellte auch an Stohmann, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 424.

gelockerten Gesteinspartikel, und indem mit diesen und herbeigeführten Staubtheilen die abgestorbenen Theile der fraglichen Gewächse sich mengen, wird ein klein wenig eines zwar immer noch ungünstigen Bodens gewonnen. Dieser kann indess schon etwas anspruchsvollere Vegetabilien beherbergen, welche das Werk ihrer Vorgänger fortsetzen und erweitern, bis endlich, nach vielleicht vielfachem Wechsel, eine üppige Vegetation als Monument der ersten Besiedler aus einem humusreichen fruchtbaren Boden sich erhebt. An Laven des Vesuv, sowie an Felstrümmern alpiner Bergstürze, kann der aufmerksame Beobachter oft in schönster Weise dieses Walten und Schaffen der Flechten und Moose verfolgen[1].

Die Ausbreitung der aufnehmenden Organe begünstigt natürlich im Allgemeinen die Stoffaufnahme in die Pflanze, ohne dass übrigens ein gerades Verhältniss zwischen Ausbreitung der Wurzeln, Rhizoiden u. s. w. und der Aufnahmefähigkeit bestände. Denn wenn wir auch ein Substrat gleicher Qualität voraussetzen, so kommen doch noch die spezifisch differenten Eigenschaften der aufnehmenden Organe in Betracht, und ferner wird die Herstellung möglichst vieler Contactstellen zunächst eine höhere Bedeutung bei denjenigen Organen haben, welche einen grösseren Theil ihrer Nährstoffe durch Ausscheidung löslich machender Körper gewinnen. — Durch die in die Länge wachsenden Wurzeltheile wird zunächst neues Terrain erobert[2], dessen Ausbeutung begünstigt wird durch die nach allen Richtungen ausstrahlenden Wurzelauszweigungen von meist geringerem Längenwachsthum und ferner durch die Wurzelhaare, welche bei den meisten Landpflanzen, jedoch nicht bei allen vorhanden sind und z. B. nach H. Müller[3] den Wurzeln von Hyazinthe und Zwiebel immer fehlen. Die Wurzeln werden aber mit dem Alter weniger geeignet für Aufnahme von Stoffen, indem einmal umhüllende Korkschichten sich bilden, die Wurzelhaare absterben, und endlich vielfach die kleineren Seitenwurzeln zu Grunde gehen. Da nun den Wurzelhaaren Bodentheilchen anhaften (p. 73), so zeigen sich Wurzeln, wenn sie aus dem Boden vorsichtig ausgehoben werden, nur so weit mit anhaftenden Bodentheilchen umhüllt, als noch Wurzelhaare vorhanden sind[4]. Demgemäss ist die Wurzel der in Fig. 12 (p. 82) dargestellten Keimpflanze von Sinapis alba bis auf die von Wurzelhaaren freie Spitze mit einem sogenannten Höschen umgeben, während das schon weiter entwickelte Wurzelsystem von Triticum vulgare (Fig. 13) nur an den jüngeren Wurzeltheilen eine Umhüllung mit Bodentheilen aufzuweisen hat.

Der Modus der Bewurzelung und dessen spezifische Differenzen können hier nicht ausführlich erörtert werden. Bekanntlich haben manche Pflanzen ein nur wenig entwickeltes, andere ein sehr ausgebreitetes Wurzelsystem, welches dann wieder, so bei Klee, Rothtanne, bis in relativ tiefgelegene Bodenschichten vordringt, oder, wie bei der Kiefer, der Pyramidenpappel, in den oberen Bodenschichten sich ausbreitet. Ferner hält bei manchen Pflanzen das Fortwachsen von Wurzeln und damit das Eindringen dieser in neues Bodenterrain lange an, während bei anderen Pflanzen zeitiger ein solches Vordringen aufhört[5]. Hier seien nur vergleichende Beobachtungen von Nobbe[6] über das Wurzelsystem der flachwurzeligen Kiefer (Pinus sylvestris) und der mehr tiefwurzeligen Fichte (Pinus Abies) mitgetheilt. An einjährigen Exemplaren, welche in Glascylindern in einem mit Nährstofflösung

1) Vgl. Humboldt, Reisen in den Aequinoktialgegenden I, p. 143; Göppert, Flora 1860, p. 161; Senft, ebendas. 1860, p. 193. Pfeffer, Jahrbuch des Schweizer Alpenclubs 1867—68, IV. Jahrgang, p. 462 und Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen 1870, p. 135 (Separatabzug aus d. Denkschriften d. Schweiz. naturf. Gesellschaft).

2) Hartig hat demgemäss Triebwurzeln und Faserwurzeln unterschieden. Vgl. Resa, Ueber die Periode der Wurzelbildung, Bonner Dissertation 1877, p. 20.

3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1875, Bd. IV, p. 1018.

4) Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 113.

5) Von Literatur über dieses Thema nenne ich hier: Fraas, Wurzelleben der Culturpflanzen 1870. Hellriegel, Jahresb. d. Agriculturchemie 1864, p. 107. W. Schuhmacher, ebendas. 1867, p. 83. Nobbe, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 391. Thiel, Landwirthschaftl. Centralblatt 1870, 2, p. 349 und dessen Tafeln über Bewurzelung 1875, (IV. sér. d. von Nathusius herausgegebenen Wandtafeln für den Unterricht). Auch H. Müller, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1875, IV, p. 999.

6) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 279.

getränktem Sandboden cultivirt worden waren, wurde die Gesammtlänge der in diesem Jahre gebildeten Wurzeln bei der Kiefer zu 12 Meter, bei der Fichte zu 2 Meter bestimmt, und die Gesammtoberfläche der Wurzeln bei der Kiefer zu 20515 qmm, bei der Fichte zu 4139 qmm gefunden. Durch die mächtige Ausbreitung der Wurzeln beherrschte die Kiefer

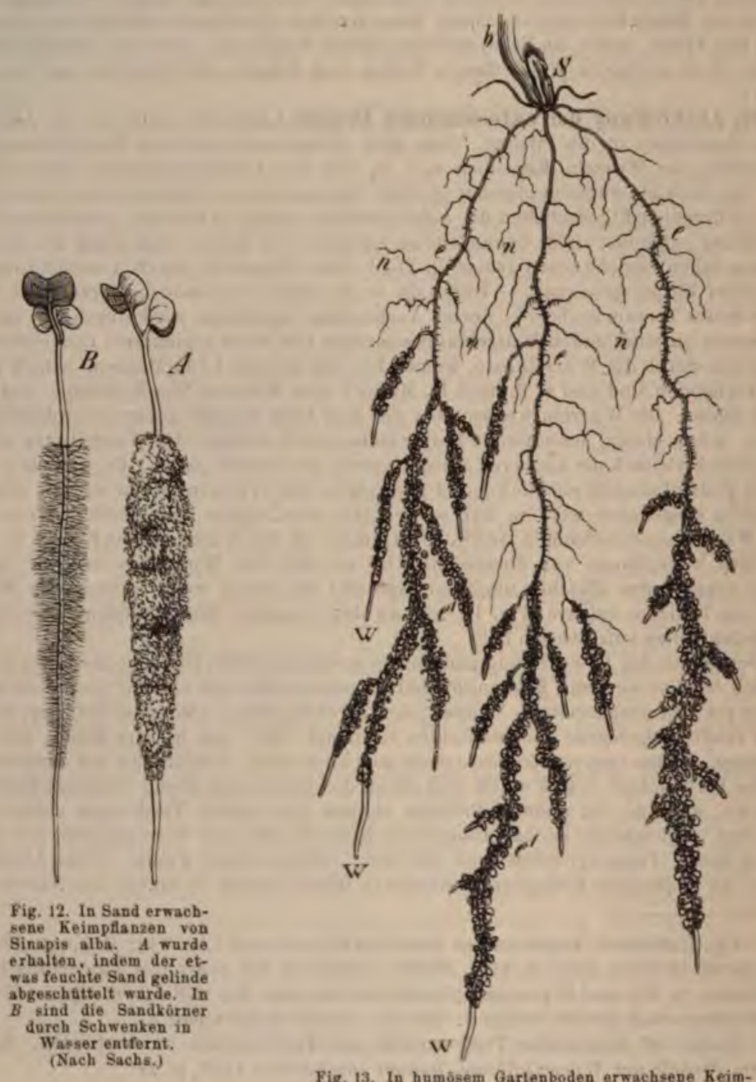


Fig. 12. In Sand erwachsene Keimpflanzen von Sinapis alba. *A* wurde erhalten, indem der etwas feuchte Sand gelinde abgeschüttelt wurde. In *B* sind die Sandkörner durch Schwenken in Wasser entfernt. (Nach Sachs.)

Fig. 13. In humösem Gartenboden erwachsene Keimpflanze von Triticum vulgare. Nach Abschütteln der Erde haftet diese nur noch an den Wurzelhaare führenden Partien *e'*. Bei *e* fehlen die Wurzelhaare und die Seitenwurzeln *n* sind theilweise abgestorben. (Nach Sachs.)

schon nach 6 Monaten einen Bodenraum, dessen Volumen gleich war einem umgekehrten Conus von 80 bis 90 cm Höhe und fast 2000 qcm Grundfläche. Hiernach ist es verständlich, warum die Kiefer auch noch auf sehr schlechtem Boden zu gedeihen vermag und trotz der Flachwurzeligkeit immerhin genügend im Boden befestigt wird.

Die Bewurzelung fällt aber unter verschiedenen äusseren Bedingungen ungleichartig aus, indem die Ausbildung der Wurzeln modificirt wird, sowohl durch unmittelbare Einwirkungen des Bodens, als auch durch die Abhängigkeit von dem Gesammtgedeihen der Pflanze. Soweit der Erfolg aus der Beeinflussung des Wachsens durch äussere Verhältnisse zu verstehen ist, wird dieser Gegenstand auch in dem das Wachsthum behandelnden Kapitel berührt werden, doch ist oft das endlich erreichte Resultat der Gestaltung der Wurzeln eine durch Zusammengreifen verschiedener Umstände erzielte Resultante, die bis dahin nicht befriedigend aus den einzelnen maassgebenden Faktoren erklärt wurde. Allgemein werden auf Wachsen und Gestaltung der Wurzeln, und im Boden wachsende Pflanzentheile überhaupt, Einfluss haben der Wassergehalt des Bodens und die Qualität der Bodenlösung, der mechanische Widerstand, welchen der Boden entgegensetzt, und alle die Rückwirkungen, welche als Folge mangelhafter Versorgung mit organischen oder anorganischen Stoffen auch das Wachsen der Wurzeln beeinträchtigen. Ferner werden Zufuhr des Sauerstoffs, Bodenwärme und etwas auch das in den Boden eindringende Licht auf die Wurzeln und ihr Wachsthum wirken.

Es ist schon lange bekannt, dass Wurzeln, welche aus Ackerboden in Wasser gelangen, in diesem eine bedeutende Verlängerung erfahren[1]), doch trifft dieses nur bei genügender Verdünnung einer Lösung zu, da eine gesteigerte Concentration das Längenwachsthum wesentlich verlangsamt. Nachdem dieses bereits Sachs[2]) erkannte, wurde von Nobbe[3]) der Einfluss der Concentration einer Nährlösung auf die Ausbildung des Wurzelsystemes von Gerste und Buchweizen näher untersucht. Die schönste Entwicklung des Wurzelsystemes kam bei Gerste (Buchweizen verhielt sich ähnlich) in einer Nährlösung zu Wege, welche $1/2$ bis 2 pr. mille an anorganischen Nährstoffen enthielt. In jeder anderen Lösung blieb sowohl die Verzweigung, als auch die Produktion von Wurzelhaaren zurück und in einer Nährlösung mit 10 pr. mille kamen häufig Seitenwurzeln wohl zur Anlage, aber nicht zu weiterer Entwicklung. Während man hier geneigt sein wird, den Erfolg wenigstens zum Theil auf die Hemmung des Wachsens durch Herabdrückung des Turgors zu schieben, liegt es nahe anzunehmen, dass in der sehr verdünnten Lösung die Wurzeln zurückblieben, weil ihnen das nöthige organische Baumaterial fehlte, indem mangelhafte Zufuhr von anorganischen Nährstoffen die Produktionsthätigkeit der Pflanze einschränkte. Doch sind die eben erwähnten Faktoren sicher nicht die einzigen, welche wirksam eingriffen, und u. a. dürften in gegebenen Fällen noch spezifische Wirkungen durch die Natur der in der Nährlösung enthaltenen Stoffe erzielt werden[4]).

Im Boden wird freilich auch der Vorrath an Nährstoffen, sowie die Concentration und Qualität der Bodenlösung einen Einfluss geltend machen, doch kommen hier eine Reihe anderer Verhältnisse mit in Betracht, und es kann in der That zur Zeit nicht bestimmt gesagt werden, welche Ursachen es herbeiführen, dass im Allgemeinen in einem an Nährstoffen reichen Boden die Wurzeln sich am reichlichsten verästeln. Dass hierfür in der That in der Existenz der anorganischen Nährstoffe eine Ursache gegeben ist, zeigen insbesondere Versuche, wie sie Nobbe[5]) mit Mais und mit Klee anstellte, in denen dieselbe Bodenart theilweise ohne weitere Vorbereitung, theilweise nach Durchtränkung mit einer Nährlösung angewandt wurde. Wenn dann abwechselnde Schichten von präparirter und unpräparirter Erde in einen Topf oder Kasten gebracht waren, so verästelten sich die Wurzeln am ansehnlichsten in den an Nährstoffen reicheren Bodenlagen. Hiernach muss aber die Wirkung eine local auf die Wurzeln ausgeübte sein und kann nicht von einer durch mangelhafte Zufuhr anorganischer Nährstoffe gehemmten Produktionsthätigkeit der Pflanzen abhängen. So muss es dahin gestellt bleiben, welche Umstände in diesem Falle maassge-

1) Duhamel, Naturgeschichte der Bäume 1764, Bd. I, p. 107.

2) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 14. 3) Ebendas. 1864, Bd. 6, p. 22.

4) Siehe z. B. die Beobachtung von W. Wolff (Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 218), nach welcher Wurzelspitzen in Kalisulfatlösung eine Neigung zu knollenartiger Anschwellung zeigen sollen.

5) Versuchsstat. 1862, Bd. IV, p. 217 u. 1868, Bd. 10, p. 94. — Aehnliche Versuche stellte Stohmann an (Jahresb. d. Agriculturchemie 1868—69, p. 242. — Auch Knight (Philosophical Transactions 1811, p. 211) beobachtete schon, dass Wurzeln sich reichlicher in guter Erde verästeln.

bend sind, und welche Ursachen es bedingen, dass eine Wurzel in einem Sandboden sich weniger verästelt als in fruchtbarem Erdreich [1]. In diesen Fällen kann Wassergehalt oder Contact mit den festen Erdtheilen die Ursache des beobachteten differenten Erfolges nicht gewesen sein, doch haben auch diese Faktoren einen Einfluss auf die Gestaltung der Wurzeln. Durch genügende Feuchtigkeit wird die Wurzelproduktion an den Wurzelträgern von Selaginella [2] erzielt, und vermuthlich beruht es auf ähnlicher Ursache, dass Luftwurzeln sich vielfach erst mit dem Eindringen in den Boden verästeln. Bei anhaltender Trockenheit sollen nach Unger [3] weniger verästelte Wurzeln von Landpflanzen sich mit einem reichlicheren Haarfilz überziehen. Die Bedeutung der Berührung mit einem festen Körper demonstriren unmittelbar die Wurzelhaare, welche die berührten Bodentheile oft wunderlich umwachsen, und die experimentelle Erfahrung lehrt, dass Wurzeln sich concav nach einem sie einseitig berührenden Körper hinkrümmen. (Vgl. Fig. 10.)

Erfahrungsgemäss gedeihen sehr viele Pflanzen sowohl bei Cultur in Wasser, als auch in einem Erdboden, doch ist das unter bestimmten Bedingungen entwickelte Wurzelsystem nicht immer fähig, sich neuen Verhältnissen zu accommodiren. In der That sterben, wie zuerst Sachs [4] beobachtete und andere Autoren bestätigten, der Regel nach jüngere Wurzeltheile ab, wenn das Wurzelsystem einer in Erde erwachsenen Pflanze in Wasser eingesetzt wird, doch kann eine Pflanze sich erhalten, indem neue Wurzeln im Wasser ihren Ursprung nehmen. Ebenso ist ein im Wasser erwachsenes Wurzelsystem von Bohnen, Kürbis u. s. w. nicht im Stande, nach Umsetzen in einen Erdboden sogleich normal zu funktioniren, und die Pflanzen welken, weil ihnen die genügende Menge Wasser nicht zugeführt wird. Dagegen wachsen jüngere Wurzeln von Keimpflanzen weiter, gleichviel ob sie aus Erdboden oder Sägespänen in Wasser oder aus Wasser in einen Boden gebracht werden, und hiernach ist es sehr wohl möglich, dass auch ältere Wurzeln gewisser Pflanzen bei Umsetzen sich dem neuen Medium accommodiren. Knop [5], sowie Knop und W. Wolff [6] theilen in der That solche Beobachtungen mit, nach denen Rhododendron zu den Pflanzen zählt, deren Wurzeln in Wasser leicht zur weiteren Fortbildung kommen. Lassen sich auch diese Versuche, so weit die Mittheilungen einen Einblick gestatten, nicht gerade als streng beweisend ansehen, so möchte ich doch nicht daran zweifeln, dass ohne Absterben Wurzeln einem neuen Medium accommodirt werden können. In den bisherigen negativen Experimenten liegt schon deshalb kein Gegenbeweis, weil immer ein plötzlicher Wechsel, nicht aber ein allmählicher Uebergang herbeigeführt wurde. Auch wird es für den Erfolg nicht gleich sein, ob zur Cultur eine verdünnte oder concentrirtere Lösung gewählt wird.

Gewisse morphologische und eventuell anatomische Differenzen bilden sich bei verschiedenen Culturbedingungen gewöhnlich aus, und so fehlen solche, wie aus den vergleichenden Untersuchungen Perseke's [7] hervorgeht, den in Wasser erwachsenen gegenüber den im Boden erwachsenen Wurzeln nicht. An den untersuchten Objekten fand unser Autor an den in Wasser erwachsenen Wurzeln die Zahl und Länge der Haare geringer, die Bildung von Seitenwurzeln vermindert, die Epidermis frühzeitiger durch verkorkte Rindenschicht ersetzt, alles Umstände, welche die Wasseraufnahme erschweren und begreiflich machen, warum die in Nährlösung erzogenen Pflanzen nach Einpflanzen in den Boden welken, sofern nicht die Transpiration stark gehemmt wird. An den ausgebildeten Wurzeltheilen können diese für die in Erde gebrachte Pflanze nachtheiligen Eigenschaften natürlich nicht mehr ausgeglichen werden, und die Frage ist nur, wie weit die noch bildungsfähigen Theile den neuen Verhältnissen sich accommodiren und ausgebildete Theile ohne abzusterben fortbestehen. Bei der Uebertragung von Landpflanzen in Wasser wird übrigens leicht eine Verletzung, insbesondere der mit den Bodentheilchen verwachsenen Wurzelhaare herbeigeführt und hierdurch Veranlassung zum Absterben gegeben. Dem entsprechend fand auch Sachs [8], dass in Sand erwachsene Wurzeln in Wasser lange unbeschädigt sich erhalten, wenn die Wurzeln mit möglichster Sorgfalt und ohne Entfernung der den Wurzelhaaren anhaftenden Sandkörner in Wasser eingestellt wurden.

---

1) Nach Thiel mitgetheilt in Sachs Experimentalphysiol. 1865, p. 178.
2) Pfeffer, Arbeiten d. Botan. Instituts in Würzburg 1871, p. 97.
3) Anatomie 1855, p. 309. 4) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 13.
5) Versuchsstat. 1863, Bd. 5, p. 96. 6) Ebenda 1865, Bd. 7, p. 345.
7) Ueber Formänderung der Wurzel in Erde und Wasser 1877, p. 45.
8) Experimentalphysiol. 1865, p. 177.

Kapitel III.

Mechanik des Gasaustausches.

§ 15. Zu den Stoffen, welche die Pflanze aus der Aussenwelt bezieht, resp. an diese abgibt, zählen auch gasförmige Körper. Denn überall, wo Sauerstoff geboten, wird dieser in lebensthätigen Zellen im Athmungsprozess verbraucht, während Kohlensäure gebildet wird, und umgekehrt wird Kohlensäure verarbeitet und Sauerstoff in Freiheit gesetzt, wenn in beleuchteten grünen Pflanzentheilen organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser producirt wird, endlich treten auch in einzelnen Fällen Wasserstoff, Schwefelwasserstoff und einige andere Gase als Produkte des Stoffwechsels vegetabilischer Organismen auf. Wie aber von den an sich festen oder flüssigen Körpern auch entbehrliche Stoffe in die Pflanze ihren Weg finden, werden auch von gasförmigen Körpern solche aufgenommen, welche im Organismus nicht verarbeitet werden, und so ist z. B. der indifferente Stickstoff in jedem luftführenden Raume innerhalb der Pflanze zu finden.

Die unter gewöhnlichen Verhältnissen gasförmigen Körper sind in der Pflanze entweder in Gasform oder absorbirt (gelöst) vorhanden. Letzteres trifft insbesondere für die lebensthätigen turgescenten Zellen zu, in denen durchgehends Gasblasen nicht gefunden werden, während abgestorbene Zellen, Gefässe und Intercellularräume sehr gewöhnlich ganz oder theilweise mit Gas erfüllt sind. Sofern es sich um den Austausch gelöster Gase handelt, gelten durchaus die im vorigen Kapitel für gelöste Körper erörterten Principien und eines besonderen Eingehens auf die Mechanik des Austausches bedarf es nur insoweit, als dabei der gasförmige Aggregatzustand in Betracht kommt. Hier gilt denn natürlich wesentlich dasselbe für Dämpfe, von denen Wasserdampf reichlich aus den in Luft ragenden Pflanzentheilen abgegeben wird und sich in jedem luftführenden Raume innerhalb der Pflanze findet. Diese Wasserverdampfung wird indess in einem besonderen Kapitel behandelt und deshalb in Folgendem nicht weiter beachtet werden. Auf die überhaupt nur geringfügige Ausgabe der Dämpfe von aetherischen Oelen, flüchtigen Basen und anderen flüchtigen Stoffen braucht in diesem, die Mechanik des Stoffaustausches behandelnden Kapitel nicht besonders eingegangen zu werden.

Zu einer allseitig von Wasser umspülten oder in lückenlos verbundenem safterfülltem Gewebe eingeschlossenen Zelle gelangen die gasförmigen Körper überhaupt nur in gelöstem Zustand, und wie für viele einzelne Zellen, kommt auch für viele in Wasser untergetauchte niedere Pflanzenkörper ein gasförmiger Aggregatzustand nicht in Betracht. Dieses gilt indess schon nicht mehr für diejenigen submersen Pflanzen, in denen luftführende Räume sich finden, und, ausser gegen Binnenräume, können die in Luft befindlichen Pflanzentheile gasförmige Körper auch gegen die äussere Umgebung austauschen. Indess dringt in eine turgescente Zelle ein Körper nicht in Gasform ein, da schon in der imbibirten Zellhaut das anprallende Gas in Lösung übergeführt und nun wie ein gelöster Körper osmotisch in das Innere der Zelle fortbewegt wird, oder

auf diesem Wege aus der Zelle austritt, um an der freien Aussenfläche Gasform anzunehmen, in analoger Weise wie ja auch Wasser an der Oberfläche der Zelle in Dampfform übergeht. Somit ist solche Aufnahme in das Innere einer Zelle nur darin von der Zufuhr eines gelöst gebotenen Stoffes unterschieden, dass das Gas erst an der Oberfläche oder innerhalb der Zellhaut in gelösten Zustand gebracht wird.

Ein Gasaustausch der luftführenden Räume untereinander und mit der Aussenwelt ist vielfach auch nur möglich, indem die Gastheile Zellhäute oder Zellen durchwandern. Denn das innerhalb der Pflanze von communicirenden Intercellularräumen gebildete Durchlüftungssystem steht einmal in keinem offenen Verbande mit luftführenden Gefässen und Zellen und sehr gewöhnlich auch nicht mit allen, insbesondere nicht mit allen kleineren Intercellularräumen. Das Intercellularsystem communicirt ferner nur da mit der Aussenwelt, wo in Luft ragende Pflanzentheile Spaltöffnungen und Lenticellen besitzen, während bei Mangel solcher Ausführungsgänge, auch bei den in Wasser untergetauchten Pflanzen, ein Gasaustausch wieder nur durch Zellen oder mindestens durch Zellwandungen möglich ist. Durch solchen Austausch wird also aller Verkehr der in sich abgeschlossenen luftführenden Räume untereinander und vielfach auch der gesammte Verkehr mit der Aussenwelt vermittelt, ja selbst da, wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, spielt doch der Durchgang von Gas durch Zellen und Zellwandungen eine mehr oder weniger hervorragende Rolle bei der Aufnahme und Ausgabe von Gasen.

Da Spaltöffnungen und Lenticellen als Poren von nur geringer Weite einen nicht allzuschnellen Gasaustausch gestatten, so können merkliche Unterschiede im Druck und noch mehr in der Zusammensetzung zwischen den in dem communicirenden Intercellularsystem vorhandenen Gasen und der Luft vorkommen. Langsamer noch als durch solche enge Poren wird ein Ausgleich durch Zellwandungen und Zellcomplexe vermittelt, und dem entsprechend stehen die in abgeschlossenen Lufträumen befindlichen Gase häufig unter einem wesentlich höheren oder geringeren Drucke, als die Gase in benachbarten Lufträumen. So ist bei transpirirenden Landpflanzen der Gasdruck in den Gefässen durchgehends wesentlich geringer, als in dem intercellularen Durchlüftungssysteme und in der Atmosphäre. In grünen, unter Wasser lebenden Pflanzen kann hingegen bei Beleuchtung das in dem Intercellularsysteme befindliche Gasgemenge, gegenüber der Atmosphäre, unter merklichen Ueberdruck gelangen. Ueberall wo ein Gasaustausch faktisch stattfindet, können natürlich Differenzen in Druck und Zusammensetzung nur dann auf die Dauer bestehen, wenn das Zustandekommen des angestrebten Gleichgewichtszustandes fortwährend durch anderweitige Prozesse gehindert wird.

Gasdurchtritt durch Zellen und Zellhäute.

§ 16. Wo immer es sich um den Austausch von Gasen durch Zellwandungen handelt, muss nicht nur deren spezifische Qualität, sondern auch weiter ins Auge gefasst werden, ob die Wandungen in einem mit Wasser imbibirten oder in einem partiell oder total ausgetrockneten Zustand sich befinden, da hierdurch die Durchlässigkeit für Gase in hohem Grade beeinflusst wird. In

der lebensthätigen Pflanze sind freilich die Wandungen zumeist mehr oder weniger von Wasser durchdrungen, und so ist denn der Gasaustausch durch imbibirte Wandungen in physiologischer Hinsicht von hervorragendster Bedeutung. Auch Cuticula und Kork sind imbibirte Wandungen, die freilich neben Wasser, sofern solches aufgenommen wird, zumeist von fettartigen und harzartigen Stoffen in mehr oder weniger hohem Grade durchtränkt sind. Für die Cuticula wenigstens ist bekannt, dass sie im trockenen und feuchten Zustand hinsichtlich des Gasdurchtrittes ähnliche Unterschiede wie nicht cuticularisirte Wandungen bietet.

Von Wasser durchdrungen sind innerhalb der Pflanze nicht allein die Wandungen turgescenter Zellen, sondern auch die Wandungen von luftführenden Gefässen und Zellen, wenn auch diese nicht immer im Zustand maximaler Sättigung sich befinden, wie bei der Behandlung der Wasserbewegung in der Pflanze gezeigt werden soll. Ebenso werden die Wandungen turgescenter Epidermiszellen, insbesondere in den äussersten Partien, nicht immer soviel Wasser enthalten, als sie im Maximum aufzunehmen vermögen, und wenn todte Zelllagen, wie z. B. in der Borke der Bäume, die peripherische Umkleidung bilden, kann thatsächlich eine ausgetrocknete Schicht vorliegen. Die Gase, welche dann durch solche trockene Wandungen allenfalls ihren Weg nehmen, bekommen indess Bedeutung für die lebensthätige Pflanze im Allgemeinen erst dann, wenn sie bis in lebendige Zelllagen vorgedrungen sind. Ebenso finden die Gase, welche in ausgetrocknete Moose, Samen, Flechten u. dergl. eindringen, in diesen keine physiologische Verwendung, da mit dem Austrocknen die Thätigkeit in den allerdings noch lebensfähigen Zellen sistirt wird.

So weit die übrigens in vielfacher Hinsicht lückenhaften Erfahrungen reichen, besteht hinsichtlich des Gasdurchganges zwischen imbibirten und trockenen Zellwandungen ein ähnlicher Unterschied, wie ihn Thierblase oder ein poröser Gypspfropf im imbibirten, resp. im trockenen Zustand darbieten. Sind diese Körper mit Wasser injicirt, so werden an diesem anprallende Gastheile ähnlich wie in einer Wasserschicht absorbirt, um nun gelöst, wie ein anderer gelöster Körper, die Wandung zu durchsetzen und dann entweder in gelöstem Zustande weiter in das Innere einer turgescenten Zelle einzudringen, oder an der anderen Seite der Wandung wieder in Gasform in einen luftführenden Raum überzutreten. Die Gase verhalten sich also in diesem Falle analog wie gelöste Körper, und dieser Modus des Austausches, welchen Graham Gasdialyse nannte, soll deshalb auch als osmotischer Austausch bezeichnet werden. Beim Durchgang durch eine ausgetrocknete Zellhaut strömen hingegen die Gastheile, in analoger Weise wie in einer Graphitplatte, in Gasform durch enge Poren, und wir nennen deshalb diesen Vorgang Filtration, sofern ein Gas in Folge einseitigen Ueberdruckes durch eine Membran gepresst wird, oder Interdiffusion, wenn ungleiche partiäre Pressung zu beiden Seiten einer Scheidewand ein Ineinanderströmen von Gasen herbeiführt.

Durchgehends scheint nun ein Gas schneller durch eine ausgetrocknete als durch eine mit Wasser imbibirte Haut sich zu bewegen, und ausserdem wird die Durchgangsfähigkeit verschiedener Gase in ungleichem Maasse durch Austrocknen, resp. Anfeuchten der Häute beeinflusst. Sind auch die über Pflanzenhäute vorliegenden Beobachtungen nicht abschliessend, so zeigen sie doch, dass,

wie auch nicht anders erwartet werden kann, ein Gas mit höherem Absorptionscoefficienten bezüglich des Durchganges durch eine mit Wasser imbibirte Membran bevorzugt ist, und demgemäss unter gleichen Bedingungen Kohlensäure schneller als Sauerstoff, dieser wieder schneller als Stickstoff diosmirt. Dagegen geht durch ausgetrocknete Häute Kohlensäure langsamer als Sauerstoff, und wenn es auch dahin gestellt bleiben muss, ob, wie bei einer Graphitplatte, die Durchgangsschnelligkeit von Gasen sowohl bei Filtration, als bei Interdiffusion im umgekehrten Verhältniss zu der Quadratwurzel aus der Dichte eines Gases steht, so können diese auch für Graphit nur annähernd richtigen Werthe doch am besten versinnlichen, welcher Art der Unterschied ist, der sich beim Durchgang von Gasen durch trockene gegenüber von Wasser durchdrungenen Häuten ergibt. Durch letztere werden Gase wohl näherungsweise im Verhältniss ihrer Absorptionscoefficienten sich bewegen.

Zunächst gilt das Gesagte für die reichlich Wasser imbibirenden Zellhäute, doch wird auch der Durchtritt von Gas durch angefeuchtete Cuticula osmotisch vermittelt, während es noch nicht genügend sichergestellt ist, in wie weit in trockener Cuticula Filtration neben Osmose Platz greift. In die Cuticula, wenigstens in die an Luft befindlichen Pflanzentheile, sind bekanntlich wachsartige, harzartige u. dergl. Stoffe in mehr oder weniger reichem Maasse infiltrirt, und wie durch eine Oelschicht oder ein mit Oel getränktes Papier osmotischer Gasdurchgang stattfindet, wird dieser Durchtritt auch in einer Zellwandung allein von Bedeutung sein, wenn dieselbe mit einem fettartigen Körper vollständig durchdrungen ist. Da aber, wie in § 10 mitgetheilt wurde, die Cuticula immer etwas, wenn auch öfters nur sehr geringe Mengen von Wasser aufnimmt, so darf man wohl vermuthen, was übrigens experimentell noch nicht festgestellt ist, dass in der trockenen Cuticula, je nachdem die Imprägnation mit wachsartigen u. dergl. Stoffen mehr oder weniger vollständig ist, auch in mehr oder weniger ansehnlichem Maasse neben dem osmotischen Durchgang die Filtration von Gasen mit in Betracht kommt. Eine solche Combination von Osmose und Filtration (resp. Interdiffusion) muss ja auch dann eintreten, wenn eine nicht cuticularisirte Zellwand nur unvollständig mit Wasser imprägnirt ist.

Wie nun durch ein Fettpapier kein Wasser, wohl aber Gase in erheblicher Menge hindurchgehen, so dürfte durch die Infiltration der Cuticula für die in Luft befindlichen Pflanzentheile erreicht sein, dass, was physiologisch wichtig ist, der Verlust von Wasser durch Verdampfung in weit höherem Grade beschränkt wird, als die Aufnahme und Ausgabe von Kohlensäure und Sauerstoff. So viel ist wenigstens gewiss, dass diese Gase durch die Cuticula von Landpflanzen in erheblichem Maasse ihren Weg finden. Doch scheinen Gase langsamer durch Cuticula, als durch nicht cuticularisirte, mit Wasser imbibirte Zellwand zu dringen. Demnach wird die Durchlässigkeit für Gase durch die Cuticularisirung mehr oder weniger herabgedrückt, indess scheint die Cuticula immerhin Gase leichter durchzulassen als Korkzellwandungen, welche im ausgebildeten Zustand für Gase mindestens wenig permeabel, wenn nicht nahezu undurchlässig sind.

Die Durchlässigkeit der Cuticula für Gase ergibt sich nicht nur aus direkten Experimenten mit abgezogenen Häuten, sondern auch aus der Erfahrung, dass mit Aufnahme oder Ausgabe von Sauerstoff und Kohlensäure verbundene Pro-

zesse in der Pflanze fortdauern, während die Gase nothwendig durch die Cuticula gehen müssen. So zersetzten u. a. Pflanzenblätter noch reichlich Kohlensäure und gaben entsprechend Sauerstoff an die Umgebung ab, als in noch zu erwähnenden Versuchen allein die spaltöffnungsfreien Blattflächen dem Gasdurchgang zu Gebote standen, und es ist nicht schwer zu constatiren, dass z. B. in den Staubfadenhaaren von Tradescantia die von Sauerstoffzufuhr abhängigen Protoplasmaströmungen fortdauern, wenn, nach Verschluss der Schnittfläche eines Haares mittelst Lack, allein durch die Cuticula der Sauerstoff in das Innere der Gliedzellen gelangen kann. Das Gedeihen in Wasser untergetauchter Algen und anderer Pflanzen demonstrirt ferner, dass durch die Cuticula in Wasser gelöste Gase in genügendem Maasse in die Pflanze gelangen. Indem man geeignete Objekte von Landpflanzen untertaucht, kann man aus der Fortdauer der Protoplasmaströmungen oder der Zersetzung von Kohlensäure constatiren, dass auch die mit wachsartigen und harzartigen Stoffen infiltrirte Cuticula Gase durchlässt, die nicht im gasförmigen Aggregatzustand, sondern in gelöster Form an sie herantreten. Uebrigens dürfte die Cuticula submerser Pflanzentheile, wie für Wasser und gelöste Stoffe, auch für Gase in höherem Grade durchlässig sein, als die infiltrirte Cuticula in Luft ragender Pflanzentheile.

Die Eigenschaften der Cuticula in Luft befindlicher Pflanzentheile bieten den Vortheil, dass bei Einschränkung der Wasserverdampfung der Durchgang von Kohlensäure und Sauerstoff in nur geringerem Grade herabgedrückt ist. Dabei kommt noch weiter in Betracht, dass den vorliegenden Untersuchungen nach durch feuchte Cuticula, wie durch mit Wasser imbibirte, nicht cuticularisirte Membranen, von den für die Pflanze namentlich in Betracht kommenden Gasen die Kohlensäure am schnellsten, der Sauerstoff aber schneller als der indifferente Stickstoff passirt. Wenn nun auch durch trockene Zellhäute unter gleichen Bedingungen in derselben Zeit eine grössere Menge jener Gase dringen dürfte als durch feuchte Häute, so ist doch immerhin durch die Eigenschaft dieser die Zufuhr von Kohlensäure und von Sauerstoff in quantitativer Hinsicht relativ begünstigt.

In den Pflanzen bieten sich je nach Umständen noch besondere Verhältnisse und Combinationen dar, welche sich indess aus den erörterten Principien unschwer ableiten lassen. So bringt es z. B. der Bau der Epidermiswandung mit sich, dass Gastheile zunächst das Cuticulahäutchen und weiterhin nur weniger oder gar nicht cuticularisirte Schichten zu durchwandern haben. Gelegentlich mögen auch die an Luft stossenden Zellwandpartien nur unvollkommen mit Wasser imbibirt sein, so dass ein Gastheilchen zunächst als solches eindringt und erst bei weiterem Vordringen in die Zellwand absorbirt wird.

Um dem Durchgang von Flüssigkeiten entsprechende Bezeichnungen zu gewinnen, wurde Osmose und Filtration, resp. Interdiffusion von Gasen unterschieden und von den Benennungen Graham's abgewichen, nach welchen der Durchgang von Gasen durch feine poröse Wand Diffusion, der Durchgang durch eine enge Oeffnung in dünner Wand Effusion und der Durchgang durch Capillarröhren Transpiration genannt wird. Bei Diffusion und Effusion Graham's, welche letztere beim Durchtritt von Gasen durch Spaltöffnungen und andere Poren in Betracht kommt, verhalten sich die Durchgangsschnelligkeiten annähernd umgekehrt wie die Quadratwurzeln aus der Dichte der resp. Gase, während bei Gastranspiration ein anderes Verhältniss eintritt und z. B. Kohlensäure schneller durch Capillarröhren

ausströmt als Sauerstoff. Uebrigens muss bezüglich dieser Verhältnisse auf physikalische Lehrbücher und die entsprechenden Originalarbeiten hingewiesen werden[1]).

Ob beim Durchgang von Gasen durch imbibirte Membranen alle Gastheilchen in Lösung übergehen, muss dahin gestellt bleiben, da nach Exner[2]) selbst durch Lamellen aus Seifenwasser ein grösserer Theil des Gases absorbirt wird, ein anderer Theil wie durch feine Poren sich bewegt, und nach S. v. Wroblewski[3]) in Kautschuklamellen die passirenden Gase überhaupt nicht verflüssigt werden sollen. Wie dem auch sei, das in physiologischer Hinsicht wichtige Faktum ist jedenfalls experimentell festgestellt, dass durch Wasserlamellen und ebenso durch vom Wasser durchdrungene Scheidewände im Allgemeinen die Gase mit höherem Absorptionscoefficienten am schnellsten passiren. Gleiches hat Graham auch für Kautschuklamellen constatirt, welche gleichfalls Kohlensäure reichlicher als Sauerstoff und diesen schneller als Stickstoff passiren lassen.

Es kann kein Zweifel bestehen, dass beim Durchgang durch eine mit Wasser imbibirte Zellhaut, so gut wie durch eine durchfeuchtete Thierblase, die in höherem Grade absorbirbaren Gase schneller passiren, und Gleiches gilt auch nach Experimenten von N. J. C. Müller[4]) für die feuchte Cuticula des Blattes von Haemanthus puniceus, oder richtiger für den Durchtritt durch die abgezogenen Epidermiszellen, von denen wohl einzelne verletzt gewesen sein mögen. Die leicht abtrennbare, spaltöffnungsfreie Epidermis der Blattoberseite legte unser Autor auf einen als Widerlage dienenden porösen Gypspfropf, welcher das Ende eines etwa 12 mm weiten Glasrohres bildete, auf dessen abgeschliffenem Rand die Oberhaut mit einer Lösung von Kautschuk in Chloroform luftdicht angekittet wurde. Während, ähnlich wie in den Versuchen Graham's über den Durchgang von Gasen, innerhalb des Glasrohres ein luftverdünnter Raum hergestellt war, befand sich die vom Gypspfropf abgewandte Seite der Membran in Contact mit den Gasen, welche auf ihre Durchgangsschnelligkeit geprüft werden sollten. Näheres über die Ausführung der Experimente ist im Original nachzusehen und auch hinsichtlich der Resultate erwähne ich nur, dass Sauerstoff ungefähr 5 mal, Kohlensäure 7 mal so schnell als Wasserstoff passirte (p. 172). Uebrigens scheint es zweifelhaft, ob nicht in diesen Experimenten der Gasdurchgang durch nur unvollkommen imbibirte Zellwände gemessen wurde, und ob nicht bei völliger Sättigung mit Wasser die Kohlensäure relativ schneller durchströmt. Nach dem Austrocknen der genannten Epidermis fand aber Müller Wasserstoff am schnellsten, Kohlensäure eher etwas schneller als Sauerstoff hindurchgehen, so dass hiernach wohl eine Combination von Filtration und Osmose bestehen dürfte.

Auch Wiesner[5]) fand bei einigen Experimenten mit Fichtenholz, dass sich der Vorgang des Gasdurchtrittes, nach der Durchgangsschnelligkeit von Leuchtgas, Luft und Kohlensäure zu urtheilen, um so mehr der Filtration (dem Durchgang durch feine Poren) nähert, je weniger Imbibitionswasser in den Wandungen der Holzzellen enthalten ist. Der Durchgang von Gasen durch trockene Zellhäute und insbesondere durch Cuticula, ist indess noch keineswegs befriedigend festgestellt, und es muss dahin gestellt bleiben, woher es kommt, dass A. Barthélemy[6]), wie bei osmotischem Durchgang, für Kohlensäure die schnellste Durchgangsfähigkeit fand, als er, soweit ich ersehen kann, ganze getrocknete Blätter einer weissgefleckten Begonia in ihrem Verhalten gegenüber verschiedenen Gasen prüfte. In tadelloser Weise scheinen übrigens weder diese noch frühere Experimente Barthélemy's[7])

---

1) Graham, Annal. d. Physik u. Chemie 1863, Bd. 120, p. 418. — Wüllner, Physik 1870, II. Aufl., Bd. I, p. 388. — Naumann, Allgemeine u. physikal. Chemie 1877, p. 257.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1874, Bd. 70, Abth. 2, p. 465. Gleiches fand Exner für einige Dämpfe, Wiener Anzeiger 1877, p. 28. Nach Pranghe (Beiblätter zu Annal. d. Physik 1878, II, p. 202) treffen indess die von Exner angegebenen Beziehungen für Lamellen aus Leinöl nicht zu.

3) Annal. d. Physik u. Chem. 1879, N. F. Bd. 8, p. 49.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. VII, p. 169.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 33 d. Separatabz.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 138. — Aeltere Experimente P. Gardner's (Froriep's neue Notizen aus d. Gebiete d. Natur u. Heilkunde 1846, Bd. 38, p. 321) haben keinen besonderen Werth.

7) Ebenda 1868, V sér., Bd. 9, p. 287.

angestellt zu sein, nach welchen durch frische Blätter von Solanum Dulcamara[1], Catalpa und Magnolia die relative Durchgangsfähigkeit von Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff eine ähnliche ist, wie durch trockene Begoniablätter und nicht viel von den Werthen abweicht, welche Graham[2] für die genannten Gase bei Anwendung von Membranen aus Kautschuk fand.

Schnelligkeit des Durchganges. Nach N. J. C. Müller's Experimenten mit der abgezogenen Epidermis von Haemanthus puniceus bewegen sich Gase viel schneller durch die ausgetrocknete, als durch die frische, eben abgezogene Epidermis, welche letztere übrigens Gase nur ziemlich langsam passiren lässt, wie aus den im Original angeführten Zahlenangaben zu ersehen ist (l. c. p. 171). Da diese Zahlen zunächst keine höhere physiologische Bedeutung haben, so genügt es auf einige Fälle hinzuweisen, in welchen erhebliche Mengen von Gas Zellhäute lebendiger Zellen durchwandern. So zersetzte u. a. nach Boussingault[3] ein Oleanderblatt von 37,2 qcm Oberfläche in 8 Stunden 17,5 ccm Kohlensäure, welche so ziemlich ganz durch die Cuticula der spaltöffnungsfreien Blattoberseite ihren Weg genommen haben musste, da die Blattunterseite durch Ueberziehen mit Talg unwegsam gemacht worden war. Aehnliche Resultate wurden auch dann erhalten (l. c. p. 362), als zwei Blätter mit Hülfe von Stärkekleister mit ihren Unterseiten aufeinander geklebt waren und nur die spaltöffnungsfreien Oberseiten Gas aufnehmen, resp. ausgeben konnten. Ferner erinnere ich u. a. an die intensive Athmung des Spadix von Aroideen, welcher nach Barthélemy keine Spaltöffnungen besitzt, und an den oft lebhaften Blasenstrom, welchen untergetauchte Wasserpflanzen aus Schnittwunden bei Beleuchtung entwickeln.

Die in physiologischer Hinsicht wichtigere Frage, ob und in wie weit Gase durch die Cuticula langsamer oder schneller, als durch imbibirte, nicht cuticularisirte Zellwandung sich bewegen, muss erst kritisch geprüft werden, und es lässt sich nur aus einigen hier nicht näher zu discutirendenThatsachen mit Wahrscheinlichkeit ableiten, dass die für die Pflanze in Betracht kommenden Gase wenigstens durch die mit wachsartigen Stoffen imprägnirte Cuticula langsamer passiren. Die Experimente von Garreau[4], durch welche der Durchgang von Gasen durch Cuticula constatirt wurde, geben, so wenig wie andere Experimente, auf obige Frage eine bestimmte Antwort. Auch ist, abgesehen von dem Wassergehalt, der Einfluss äusserer Einwirkungen auf die Durchgangsschnelligkeit von Gasen noch nicht näher geprüft. Nach Barthélemy[5] soll der Gasdurchgang durch ein Blatt von Catalpa bei einer Erhöhung der Temperatur von 18° C. auf 32° C. wesentlich beschleunigt werden, doch lässt diese Angabe alle näheren Fragen über die Bedeutung der Temperatur für den Durchtritt von Gasen durch Zellhäute offen.

Korkwandungen sind jedenfalls für Gase schwer permeabel, indess lässt sich aus der Ansammlung von Luft in den austrocknenden Korkzellen entnehmen, dass Gase in diese ihren Weg finden und voraussichtlich dürften Korkwandungen für Gase, so wenig wie für Wasser, ganz undurchlässig sein. Durch Lamellen aus Flaschenkork und durch das abgezogene Periderm der Kartoffel konnte freilich Wiesner[6], auch bei erheblichen Druckunterschieden, einen Durchtritt von Gas nicht constatiren. Der merkliche Gasdurchgang, den durch tangentiale Längsschnitte gewonnene Lamellen des Korkes der Korkeiche ergaben, muss auf feine Kanäle geschoben werden, welche durch die in radialer Richtung fortwachsenden Lenticellen gebildet werden.

---

1) Diese Blätter haben übrigens auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen nach A. Weiss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 129.

2) Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1867, Supplementbd. V, p. 16.

3) Agronomie, Chimie agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 375. — Vgl. auch Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 141.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 343.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 287.

6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 4 d. Separatabz.

Spaltöffnungen und Lenticellen als Gaswege.

§ 17. Wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, haben sie auch eine mehr oder weniger hervorragende Bedeutung für den Gasaustausch, indem sie offene Ausführungsgänge der intercellularen Durchlüftungssysteme vorstellen und so ein zwar durch die Enge der Oeffnungen erschwertes, aber doch immerhin relativ leichtes Einströmen und Ausströmen von Gasen gestatten. Abgesehen von zufälligen Rissen in peripherischen Gewebeschichten, sind Spaltöffnungen und Lenticellen die einzigen sichtbaren Oeffnungen, durch welche Gase als solche sich bewegen können, doch gehen bekanntlich diese Organe und somit offene Ausführungsgänge vielen Pflanzen ab. Ohne hier auf die Verbreitung [1]) näher einzugehen sei nur bemerkt, dass die Spaltöffnungen allgemeiner nur bei Gefässpflanzen, ausserdem in beschränktem Maasse, nämlich nur an der Kapsel, bei den Laubmoosen und endlich in abweichender Gestaltung bei einer Anzahl laubiger Lebermoose [2]) gefunden werden, während Lenticellen nur an korkbildenden Pflanzentheilen vorkommen und hier an Stämmen und Aesten verbreitet sind, doch auch an Wurzeln und Blattstielen sich finden [3]).

Die Art und Weise des Vorkommens dieser Ausführungsgänge weist auch unmittelbar darauf hin, dass dieselben zu Durchlüftungszwecken bestimmt sind. Demgemäss fehlen die Spaltöffnungen den submersen Pflanzen und den normalerweise unter Wasser bleibenden Pflanzentheilen sehr gewöhnlich gänzlich, während sie an den aus dem Wasser hervortretenden Theilen so reichlich wie an Landpflanzen vorkommen. Am reichlichsten pflegen chlorophyllführende Blätter mit Spaltöffnungen versehen zu sein, und wenn ein bifacialer Bau vorliegt, ist gewöhnlich die Unterseite des Blattes in der Anzahl der Spaltöffnungen, aber auch in der Ausbildung des luftführenden Intercellularsystemes bevorzugt. Da die Lenticellen durch Auftreten von Intercellularen zwischen Gruppen von Korkzellen ihren Ursprung nehmen, so ist ihr Vorkommen an peridermbildende Zweige und Wurzeln gekettet, und sehr gewöhnlich entstehen sie an Zweigen unterhalb einer Spaltöffnung, so dass das intercellulare Luftsystem an der gleichen Stelle mit einem Ausführungsgange versehen wird, welcher durch das sonst lückenlos zusammenschliessende, und für Gase nur wenig permeable Peridermgewebe führt.

Wenn auch in den allermeisten Fällen die Spaltöffnungen einen freien Gasdurchtritt vermitteln, so sind doch auch hier und da Spaltöffnungen dieser Funktion entfremdet. So dienen die wie Spaltöffnungen entstehenden Wasserspalten der Ausscheidung von Wasser und wässriger Lösung [4]), und die an submersen Pflanzen spärlich vorkommenden Spaltöffnungen [5]) haben ihre Bedeutung als Gaswege verloren, auch ist diese Funktion aufgehoben oder mindestens sehr beschränkt für diejenigen Spaltöffnungen an Coniferenblättern, welche mit

---

1) Näheres über Bau, Vertheilung u. s. w. bei de Bary, Anatom. 1877, p. 36, und Prantl, Flora, 1872, p. 305.

2) Ueber Entstehung der Athemöffnungen der Marchantiaceen, siehe Leitgeb, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1880, Bd. 81, Abth. I, p. 40.

3) Ueber Bau und Vorkommen der Lenticellen de Bary, l. c. p. 575.

4) Siehe de Bary, Anatomie 1877, p. 54.

5) Ebenda, p. 49.

harzartigen Massen angefüllt werden[1]. Endlich sollen sich manche Spaltöffnungen, wie die an dem Perigon von Hyacinthe und Fritillaria, aber auch die auf den grünen Blättern von Aspidistra nach Czech[2]) niemals öffnen und auch manche Lenticellen bilden sicht nicht zu offenen Ausführungsgängen aus.

Spaltöffnungen und Lenticellen sind aber nicht nur in verschiedenen Entwicklungsstadien, sondern auch vielfach nach Maassgabe äusserer Verhältnisse ungleich weit geöffnet, und in manchen Fällen kann durch äussere Einwirkungen eine Schliessung erzielt werden. Jedenfalls bei den meisten, vielleicht sogar bei allen Pflanzen, deren Spaltöffnungen bezüglich der Oeffnungsweite Veränderungen fähig sind, schliessen sich die Stomata entweder schon bei leichterem oder auch erst bei weitergehendem Welken, wie dieses schon Amici beobachtete und Mohl[3] bestätigte. Unter normalen Vegetationsverhältnissen sind die Stomata mehr oder weniger weit geöffnet, verhalten sich aber bei weiterer Wasserzufuhr verschieden, indem an den in Wasser gelegten Blättern vieler Pflanzen die Spaltöffnungen sich verengen und ganz schliessen, während an anderen Pflanzen eine Erweiterung der Stomata unter gleichen Bedingungen eintritt. Aus Mohl's classischen Untersuchungen, welche durch Arbeiten Unger's[4] und N. J. C. Müller's[5] Bestätigung gefunden haben, wissen wir, dass das Schliessen der Spaltöffnungen im Wasser der gewöhnliche Fall ist und u. a. schnell bei Gräsern, doch auch bald bei der von Mohl vielfach benutzten Amaryllis formosissima erfolgt. Dagegen öffneten sich bei allen einheimischen Orchideen die Spaltöffnungen nach dem Benetzen der Blätter noch weiter und ebenso erweiterten sich bei solcher Behandlung in zwar geringerer, aber doch merklicher Weise die Stomata der Blätter von Lilium martagon, bulbiferum und candidum. Die Spaltweite ist also vom Turgescenzzustand des Blattes abhängig, und wenn z. B. ein welkes Blatt von Amaryllis formosissima in Wasser gebracht wurde, so erweiterten sich zunächst, wie Mohl fand, die zuvor geschlossenen Poren, um, nachdem die Spalten im Laufe von 5 Minuten das Maximum der Oeffnung erreicht hatten, weiterhin sich zu verengen und endlich ganz geschlossen zu werden.

Dieses ungleiche Verhalten der Spaltöffnungen verschiedener Pflanzen ergibt sich als Resultante aus dem Zusammenwirken der Veränderungen, welche mit wechselndem Turgor die Epidermiszellen und das übrige Blattgewebe sowie die Schliesszellen der Spaltöffnungen erfahren. Dabei bewirken allein die aus dem Verband mit Epidermis und übrigem Gewebe entspringenden Bestrebungen, dass nicht alle Spaltöffnungen ein gleiches Verhalten ergeben, denn die aus diesem Verband isolirten Schliesszellen zeigen sowohl bei Gräsern, als auch bei Orchideen und wie es scheint allgemein eine Erweiterung der Poren mit zunehmendem, eine Verengerung und endlich Schliessung mit abnehmendem Turgor. Mohl (l. c. p. 702) führte diesen Nachweis, indem er durch Quer- und Längsschnitte Epidermisstückchen gewann, an denen ausser dem Schliesszellapparat keine lebenden und ungeöffneten Zellen sich befanden, und durch

1) F. Thomas, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 28.
2) Bot. Ztg. 1869, p. 805.
3) Die bahnbrechende Arbeit Mohl's findet sich Bot. Ztg. 1856, p. 697.
4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. XXV, p. 468.
5) Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1872, Bd. 8, p. 75.

Einlegen der Präparate in Wasser, resp. Zuckerlösung, den Turgescenzzustand der Schliesszellen schwanken machte. In reinem Wasser waren dabei die Spalten geöffnet, während dieselben durch Zuckerlösung verengert oder geschlossen werden konnten. Welche besondere Umstände in gegebenen Fällen den Eigenbestrebungen der Schliesszellen hemmend oder unterdrückend entgegentreten, lässt sich nur für concrete Fälle in's Auge fassen und ist in solchen kaum bis in die letzten Details verfolgt. Nach den Untersuchungen Mohl's ist allerdings sicher, dass in gegebenen Fällen das beobachtete Resultat wesentlich aus den in der Epidermis sich geltend machenden Gegenwirkungen entspringt, doch macht sich in anderen Fällen auch ein aus dem Verband der Epidermis mit anderem Gewebe hervorgehender Einfluss entschieden bemerkbar. Im näheren werden übrigens verschiedene Umstände, wie Gestalt der Zellen, spezifische Dehnbarkeit der Zellwandungen, Stellung und Anheftung der Schliesszellen und andere Verhältnisse, eine mehr oder weniger hervorragende und nicht in allen Fällen gleiche Rolle spielen.

Die Veränderungen in der Spaltweite, welche insbesondere Licht, nach N. J. C. Müller auch Wärme und elektrische Entladungen hervorrufen, werden voraussichtlich durch Modifikation des Turgescenzzustandes bewirkt, den jene Agentien in Zellen zu Stande bringen. Durch Beleuchtung erfahren die Spalten aller Stomata nach Mohl eine geringere oder grössere Erweiterung, also verhalten sich die Spaltöffnungen, welche beim Einlegen der Blätter in Wasser geschlossen werden, in diesem Falle ebenso wie diejenigen, deren Poren sich bei gleicher Behandlung öffnen. Doch kann dieser Umstand nicht dagegen sprechen, dass in Turgescenzzuständen die Ursache der Bewegung liegt, da ja in diesem Falle die Veränderung des Turgors von der spezifischen Reaktionsfähigkeit der Zellen abhängt, und deshalb nicht alle Zellen in gleichem Maasse wie bei Wasserentziehung treffen muss. Nach N. J. C. Müller soll Erwärmung wie Beleuchtung wirken (l. c. p. 90), während Induktionsschläge eine Schliessung herbeiführen (l. c. p. 96).

Bei dem Einfluss, welchen der Wasservorrath in der Pflanze und die Lichtwirkung auf die Spaltöffnungen hat, muss die Spaltweite auch täglichen Schwankungen unterliegen, welche freilich bis dahin noch keinen besonderen Untersuchungen unterworfen wurden. Unter normalen Vegetationsbedingungen dürften wenigstens bei Gräsern und sich ähnlich verhaltenden Pflanzen am Tage die Spaltöffnungen am weitesten geöffnet sein, wie dieses auch schon Unger[1]) an verschiedenen Pflanzen, und späterhin Czech[2]) an besonnten Blättern der Hyacinthe beobachtete. Ob in der Nacht mit dem steigenden Turgor es bis zu vollkommenem Schluss gewisser Spaltöffnungen kommt, muss dahin gestellt bleiben.

Da Blätter nicht sogleich benetzt werden, so dürften Thau- und Regentropfen eine Verstopfung der Poren durch eindringendes Wasser nicht so leicht herbeiführen. Ist solche Verstopfung erzielt, so hört natürlich damit der freie Gasaustausch durch die Spaltöffnungen auf und bei der grossen Kraft, mit welcher solches Wasser capillar festgehalten wird, sind die Druckdifferenzen zwi-

---

1) Sitzungsberichte d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 335.

2) Bot. Ztg. 1869, p. 804.

schen der Atmosphäre und den im Intercellularsystem eingeschlossenen Gasen nicht im Stande, das Wasser aus den Spalten zu treiben.

Es ist auch kaum zweifelhaft, dass die mittlere Spaltweite der Stomata verschieden alter Blätter eine ungleiche ist, doch sind in dieser Hinsicht noch keine Untersuchungen angestellt. Dagegen ist bekannt, dass die Lenticellen vielfach durch eine unter den lockeren verkorkten Füllzellen entstehende Peridermschicht im Herbste ganz oder theilweise geschlossen werden, um im folgenden Frühjahr oder Sommer durch Auseinanderweichen der Zellen dieser Peridermlage von neuem sich zu öffnen.

Die Spaltweite begünstigt zwar in jedem Falle den Gasaustauch, doch hängt die grössere oder geringere Wegsamkeit auch von anderen Umständen ab, wie z. B. von der Länge des Porenkanales und der Lage der Spaltöffnungen. Es ist einleuchtend, dass die Einsenkung der Spaltöffnungen, insbesondere, wenn ein Vorhof mit engem Ausführungsgang hinzukommt[1]), die der Bewegung von Gasen und Dämpfen entgegenstehenden Widerstände steigert. Oeffnungen von nur geringer Weite sind übrigens die Stomata immer, da u. a. nach Mohl der Querdurchmesser des elliptischen Porus an den grossen Spaltöffnungen von Amaryllis formosissima im Maximum bis auf $^1/_{28}$ mm sich erweitert. Indess sind auch die intercellularen Ausführungsgänge der Lenticellen immer nur von geringer Weite, doch liegen hier viele Oeffnungen auf kleinem Raume nebeneinander, und sofern die Intercellularräume einigermaassen erweitert sind, wird eine kleinere Lenticelle (der mittlere Durchmesser ist etwa 1 mm) mehr Gas passiren lassen können, als eine einzelne Spaltöffnung, obgleich in den Lenticellen hemmend auf die Gasbewegung die Länge der Kanäle wirkt, welche ein Gastheilchen zwischen den Füllzellen zu durchwandern hat. Uebrigens ist eine beliebig angebrachte Oeffnung schon deshalb nicht in gleichem Grade für den Gasaustausch geeignet, weil Spaltöffnungen und Lenticellen ihre Bedeutung durch den Zusammenhang mit dem intercellularen Luftsystem erlangen. Da letzteres nun an Lenticellen immerhin nur durch eine relativ dünne Peridermschicht von der Aussenwelt getrennt ist, so wird selbst durch geschlossene Lenticellen ein Gasaustausch verhältnissmässig leichter, als durch andere Partien der verkorkten Rinde stattfinden.

Dass die Stomata offen und Ausführungsgänge des Intercellularsystemes sind, ist eine durch mikroskopische Untersuchungen unzweifelhaft festgestellte Thatsache, welche auch durch Experimente demonstrirt werden kann. Solche Versuche, welche im Princip darauf hinauslaufen, Luft oder andere Gase durch Blätter oder beblätterte Zweige zu treiben und deren Austreten aus der Blattfläche oder aus der Schnittfläche des Blattstieles, resp. Stengels sichtbar zu machen, wurden schon von Dutrochet[3]), ferner von Raffenau-Delile[4]), Unger[5]), Sachs[6]) u. A. in verschiedenen Modifikationen ausgeführt. Ohne auf die in der Ausführung mehr oder weniger abweichenden Versuchsanstellungen der verschiedenen Forscher näher

---

1) Anatomisches bei de Bary, Anatomie 1877, p. 39.

2) Näheres bei de Bary, l. c. p. 579.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1832, Bd. 25, p. 248 u. Mémoires p. servir à l'histoire d. végétaux. Brüssel 1837, p. 172.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1841, II. sér., Bd. 16, p. 328.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 461.

6) Experimentalphysiol. 1865, p. 252.

einzugehen, verweise ich auf die in Fig. 14 u. 15 gegebenen Zusammenstellungen, welche die Wegsamkeit der Spaltöffnungen und die Communication der Intercellularräume in einfacher Weise veranschaulichen können. In Fig. 14 ist das Blatt *d* mit seinem Blattstiel luftdicht in den Glascylinder *g* eingesetzt, welcher zu $^2/_3$ mit Wasser gefüllt und mit einem Pfropf geschlossen ist, der in einer Durchbohrung das Rohr *c* trägt. Wird dieses mit einer Luftpumpe in Verbindung gesetzt, so dringt nach genügendem Evacuiren dauernd ein Blasenstrom aus dem im Wasser des Cylinders befindlichen Querschnitt des Blattstieles hervor.

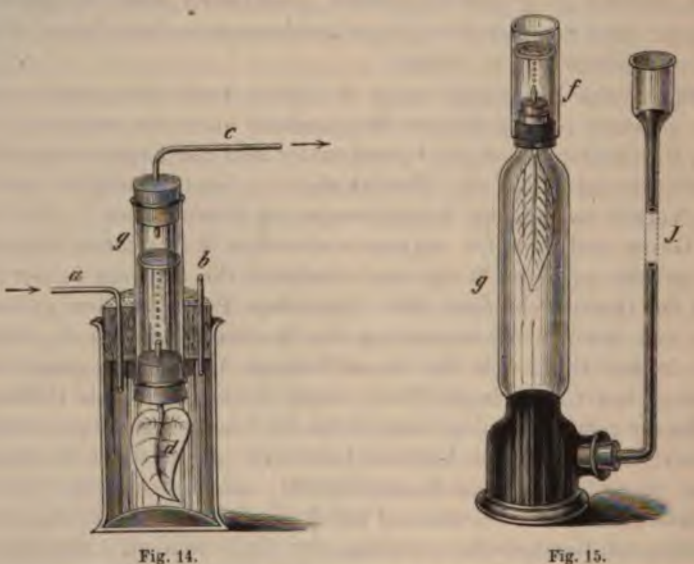


Fig. 14. Fig. 15.

Senkt man das Blatt in einen Glascylinder (in der Figur ist derselbe im medianen Längsschnitt dargestellt), in welchen ein Strom von Kohlensäure durch das Rohr *a* zugeleitet und durch *b* abgeleitet wird, so bringen die in dem Cylinder *g* aufsteigenden Gasblasen einen reichlichen Niederschlag von Calciumcarbonat hervor, wenn Kalkwasser anstatt des reinen Wassers zur Füllung angewandt wurde. In Fig. 15 ist das Blatt in den Glascylinder *g* eingesetzt, welchem der zur Aufnahme von Wasser dienende Glascylinder *f* aufgepasst wird. Durch Eingiessen von Quecksilber in die Röhre *i* wird die im Cylinder *g* befindliche Luft comprimirt, die durch eine auf dem Quecksilber befindliche Wasserschicht feucht zu halten ist. Auch hier kann man den Cylinder *g* mit Kohlensäure und *f* mit Kalkwasser füllen. Ausserdem ist es möglich, nach dem Vorgange Höhnel's[1]), den Tubus eines Mikroskopes so gegen den Querschnitt eines Blattes oder eines Stengels zu richten, dass bei Anwendung schwächerer Objektive die Stellen näher bestimmt werden können, aus welchen Gasblasen hervortreten. Namentlich auf Querschnitten dicotyler Stengel erkennt man dann unschwer, dass die Gasblasen aus Intercellularräumen der Rinde und des Markes hervordringen und entweder gar keine oder höchstens ganz vereinzelte Gasblasen aus Gefässöffnungen zum Vorschein kommen.

Umgekehrt kann man aber auch das Hervortreten von Luft aus Blättern sichtbar machen, indem man das Blatt unter Wasser hält und Luft in den Blattstiel eintreibt oder auch, wie das Unger that, über den einen Schenkel eines Glasrohres ein hohles Blatt von Allium cepa luftdicht anpasst und durch Eingiessen von Quecksilber die Luft hindurchtreibt. In diesem Falle sieht man der Regel nach grössere oder kleinere Luftblasen an einzelnen Stellen von dem Blatte sich ablösen, dessen Fläche durch eine adhärirende Luftschicht silberglänzend und gegen Benetzung gedeckt ist. Doch lässt sich mit genügend hohem Drucke durch

1) Jahrbücher f. wiss. Botanik 1879, Bd. 12, p. 52.

ein Blatt von Nelumbium speciosum ein so energischer Luftstrom jagen, dass direkt aus einzelnen grossen Spaltöffnungen ein Blasenstrom hervordringt. Treibt man in den Blattstiel der letztgenannten Pflanze Luft, während sich die Blätter in Luft befinden, so werden durch die aus den Spaltöffnungen kommenden Luftströme, wie dieses schon Raffenau-Delile fand, auf die obere Blattfläche aufgesetzte und dieser nicht adhärirende Wassertropfen hin und hergetrieben, während zugleich ein knatterndes Geräusch bemerklich wird. Wo die Spaltöffnungen und die communicirenden Intercellularräume nicht allzu eng sind, pflegt ein Druck von 5 bis 9 cm Quecksilber auszureichen, um Luft durch die Blätter, sowohl aus den Spaltöffnungen, als aus dem Blattstielquerschnitt hervorzutreiben. Dem entsprechend kann man auch, indem man den Blattstiel von Nelumbium, Nymphaea, Funkia cordata u. a., resp. die Lamina, in den Mund nimmt, Luft durch die Blätter blasen und deren Hervortreten an den unter Wasser tauchenden Theilen beobachten.

Es sind nun freilich die offenen Poren nicht der einzige Weg, auf welchem Gase passiren, indess lässt sich leicht zeigen, dass der Durchgang so erheblicher Gasmengen von der Wegsamkeit der Spaltöffnungen und natürlich auch der Intercellularräume abhängig ist. Denn wenn auch die Luft mit weit höherem Druck in Intercellularräume eingepresst wird, so treten doch im Allgemeinen bei Mangel an Spaltöffnungen (oder anderen offenen Ausführungsgängen) keine Gasblasen hervor, und überhaupt gehen nur relativ geringe Gasmengen auf osmotischem Wege in das umgebende Wasser über. Ferner hört der bisherige Blasenstrom auf, gleichviel ob die Luft in die Blätter oder in den Blattstiel gepresst wird, wenn die Spaltöffnungen mit Wasser injicirt werden, welches eben mit grosser Kraft in den engen Capillaren festgehalten wird. Eine solche Injektion kann man an Blättern von Funkia coerulea, Camellia u. a. schon erzielen, indem man die Blätter unter Wasser mit Fliesspapier leicht abreibt, in anderen Fällen muss die Luftpumpe zu Hülfe genommen werden. Sehr gewöhnlich reicht nun ein 2 bis 3mal so hoher Druck nicht aus, um Gas durch die Spaltöffnungen zu pressen, und Unger sah u. a. durch die entsprechend präparirten Blätter von Lysimachia und Gratiola keine Gasblasen kommen, als er die Luft mit einem Druck von $^1/_2$ bis $^3/_4$ Atmosphären in die Blätter trieb.

Da die Unwegsamkeit für Gase durch capillar festgehaltenes Wasser erzielt wird, so tritt jene auch dann ein, wenn nachweislich die Spaltöffnungen unter Wasser nicht geschlossen sind, und auch bei denjenigen Pflanzen, deren Stomata sich bei Wasserzufuhr erweitern. Das Offenbleiben von Spaltöffnungen unter Wasser bewies schon Dutrochet[1]), indem er Blätter von Ilex aquifolium und Prunus laurocerasus unter Wasser legte und das Gefäss unter die Glocke einer Luftpumpe brachte. Beim Zulassen der Luft zeigte die Farbenänderung der Blätter an, dass sie von den Spaltöffnungen und den Intercellularräumen aus mit Wasser injicirt wurden. Auch lässt sich, wie dieses Sachs that[2]), das Offensein mit Wasser injicirter Spaltöffnungen daraus erkennen, dass schon ein Saugen mit dem Munde an dem Blattstiel von Arum maculatum, Rumex sapientium, Primula sinensis u. a. ausreicht, um an den untergetauchten Blättern Wasser in die Intercellularräume zu fördern, dessen Vordringen die Farbenänderung des Blattes sogleich anzeigt.

Bei der geringen Weite der Stomata wird Wasser natürlich mit erheblicher Kraft festgehalten, da z. B. ein in einer Capillarspitze von 0,01 mm sitzender und beiderseitig an Luft grenzender Wasserfaden erst dann herausgetrieben werden würde, wenn auf einer Seite die Luft eine Compression entsprechend dem Drucke einer Wassersäule von mehr als 3 m (22 cm Quecksilber) erführe[3]). Da die Gestalt der Spaltöffnungen variabel und vermuthlich auch bei hohem einseitigen Druck gewisser Variationen fähig ist, kann dieser und mannigfacher anderer Gründe halber die zum Durchtreiben von Gas durch injicirte Spaltöffnungen nöthige Druckkraft keinen Maassstab für die Grösse der Porenöffnung geben. Auch bei geöffneten Spalten ist zu beachten, dass mit steigendem einseitigen Luftdruck möglicherweise die Spaltweite variirt. Welcher Antheil veränderter Spaltweite und Verstopfung mit Wasser zufällt, ist u. a. nicht bei Experimenten von N. J. C. Müller[4]) zu sagen, in welchen durch abgezogene Epidermis von Scilla peruviana, Agave americana u. a. Luft gepresst, und

1) Mémoires 1837, p. 172.
2) Experimentalphysiologie 1865, p. 258. Anderweitige Experimente bei Unger, l. c.
3) Siehe Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 366.
4) Jahrbücher f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. VII, p. 161.

mit der Zeit durchgehends eine Zunahme des Druckes beobachtet wurde, welcher nöthig war, um Gasblasen in dem auf der anderen Seite dem Präparate angrenzenden Wasser aufsteigen zu sehen. Da übrigens auch die Epidermis der Blätter von Orchis latifolia, deren Stomata sich mit steigender Turgescenz erweitern, ein ähnliches Resultat ergab, so ist wohl anzunehmen, dass ein Eindringen des von einer Seite angrenzenden Wassers in die Spaltöffnungen wenigstens eine wesentliche Rolle in dem Resultate mitspielte. Ohne weiter auf die Ausführung der Experimente einzugehen, sei nur bemerkt, dass in einem Falle gleich nach dem Abziehen ein Quecksilberdruck von 45 mm, nach zwei Stunden aber von 110 mm nöthig war, um Gasblasen durch die Epidermis von Scilla peruviana zu treiben, deren cuticularisirte Oberfläche an Wasser grenzte. Im Maximum war zu solchem Durchpressen ein Quecksilberdruck von 222 mm in einem anderen Versuche mit derselben Pflanze nöthig, in welchem die Innenseite der abgezogenen Oberhaut gegen Wasser, die Cuticula gegen die zusammengepresste Luft gerichtet war.

Welche Ursachen es mit sich bringen, dass in den Müller'schen Experimenten der zum Durchpressen von Gas nöthige Druck verschieden ausfällt, je nachdem die abgezogene Epidermis mit der cuticularisirten Aussenseite oder mit der Innenseite an das Wasser stösst, ist noch nicht ermittelt. Ferner ist noch unentschieden, ob überhaupt und welche Unterschiede für die Gasbewegung sich ergeben, wenn in Folge entsprechender Druckdifferenzen ein Gasstrom aus der Pflanze in die Atmosphäre oder in umgekehrter Richtung angestrebt wird. Barthélemy[1]) suchte freilich durch Experimente mit Blättern von Ranunculus ficaria, Prunus laurocerasus, Nymphaea alba zu erweisen, dass im ersteren Falle die Spaltöffnungen offen sind, während sie sich schliessen, wenn die Luft in den Intercellularen unter geringerem Druck steht als die Atmosphäre. Dass dieses nicht allgemein richtig sein kann, lassen mittelst der in Fig. 14 und 15 abgebildeten Apparate ausgeführte Experimente leicht erkennen[2]).

Wie nicht anders zu erwarten, fand N. J. C. Müller[3]) den Gasstrom beschleunigt, wenn die Spaltöffnungen möglichst geöffnet wurden und umgekehrt. Die Oeffnung wurde durch Licht, die Verengung durch Induktionsschläge in diesen Versuchen erzielt. Entsprechend der Bewegung durch eine feine Oeffnung fand Wiesner (l. c. p. 34) für die Durchgangsschnelligkeit von Luft, Kohlensäure und einem mit Luft gemengten Leuchtgas durch die Epidermis von Agave americana Verhältnisszahlen, welche den von der Theorie für derartigen Durchgang (Graham's Effusion) geforderten entsprechen.

Lenticellen. Die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase ist in analoger Weise zu constatiren wie die Wegsamkeit der Spaltöffnungen. Durch einen Quecksilberdruck von 5 bis 20 cm lässt sich im Allgemeinen durch offene Lenticellen Luft pressen, welche ähnlich wie aus Spaltöffnungen hervortritt[4]). Es ist schon früher erwähnt, dass vielfach die Lenticellen im Winter geschlossen erscheinen. Nach den Beobachtungen Stahl's kommt die herbstliche Schliessung zumeist nach dem Laubfall zu Stande, und die Wiederöffnung tritt nach Haberlandt erst nach voller Belaubung oder auch nach der Blüthezeit ein. Auch bei Pflanzen, deren Lenticellen im Winter geschlossen erscheinen, konnte Stahl öfters schon bei einem Quecksilberdruck von 5—6 cm, bei Sambucus nigra, Lonicera tatarica und Gingko biloba sogar bei noch etwas schwächerem Drucke eine geringe Ansammlung von Luftblasen über den Rindenporen beobachten. Es muss dahin gestellt bleiben, ob hier die Luft durch die Wandungen der Korkzellen ihren Weg nimmt, und die geringe Mächtigkeit der geschlossenen Peridermschicht das Hervortreten an diesen bestimmten Stellen begünstigt, oder ob der mikroskopischen Beobachtung entgangene kleine Intercellularräume hier und da zwischen den Korkzellen sich finden. Eine Existenz solcher Intercellularen haben auch Eder[5]), Costerus[6]) und Wiesner[7]) nicht nachgewiesen, welche allein auf Grund der Durchpressung

1) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 150.

2) Vgl. auch Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, p. 38 d. Separatabzugs.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 103.

4) Stahl, Bot. Ztg. 1873, p. 613. G. Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72 (Sitzung vom 15. Juli).

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, p. 268.

6) Botanischer Jahresb. 1875, p. 390.

7) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 9, d. Separatabzugs.

von Luft ein Offensein der Lenticellen mancher Pflanzen während des Winters annahmen. Eder experimentirte mit verschiedenen Pflanzen, Costerus benutzte Ampelopsis hederacea und Sambucus nigra, welche letztere Pflanze auch Wiesner zu seinen Versuchen wählte.

Mechanismus der Spaltöffnungen. Es ist bereits mitgetheilt, dass die isolirten Spaltöffnungen sich sämmtlich mit steigendem Turgor öffnen, und Beeinflussungen durch andere Zellen es zu Wege bringen, dass die Mehrzahl der Spaltöffnungen beim Einlegen der Pflanzentheile in Wasser sich schliesst[1]). Wenn nun dieses Resultat auch wesentlich durch die antagonistischen Wirkungen der Epidermiszellen zu Wege kommt, so geht doch aus Mohl's Beobachtungen hervor, dass in gegebenen Fällen der Verband mit dem übrigen Blattgewebe von Bedeutung ist. Denn nach Abziehen der Epidermis der Blätter von Lilium martagon und bulbiferum erweiterten sich die Spalten ansehnlich, während sie vor dieser Isolirung an den in Wasser liegenden Blättern nur mässig geöffnet waren (Mohl l. c. p. 703 u. 717). Welche einzelnen Umstände im gegebenen Falle zusammenwirken, ist keineswegs genügend erklärt, doch lehrt der bei gewissen Pflanzen entgegengesetzte Erfolg, dass mindestens in quantitativer Hinsicht ungleiche Verhältnisse in Betracht kommen.

Zum Verständniss des Schliessungs- und Oeffnungsmechanismus gehört in erster Linie auch eine genaue Kenntniss der Dimensionsänderungen in den einzelnen Theilen des Spaltöffnungsapparates. Während nun nach Mohl (l. c. p. 718) bei Amaryllis und vielleicht in noch höherem Grade bei Gräsern der Querdurchmesser (die Achse, welche in Flächenansicht jede Schliesszelle halbirt) der Spaltöffnungen sich verbreitert, wenn die Spalte sich erweitert, trifft dieses bei sehr vielen Pflanzen nicht zu, bei denen überhaupt der äussere Umriss der Spaltöffnungen sich nicht oder doch nur wenig ändert, während die Stomata sich öffnen und schliessen. In diesem Falle wird das Oeffnen bewerkstelligt, indem jede der beiden Schliesszellen in Richtung der besagten Querachse ihren Durchmesser vermindert und umgekehrt vergrössert, wenn es sich um Verkleinerung der Spalte handelt. Da nun die Schliesszellen der Spaltöffnungen auf den Blättern von Amaryllis formosissima in gleichem Sinne, wenn auch in geringerem Grade, ihren Durchmesser ändern, so ist hier die so erzielte Erweiterung der Spalte, im Vereine mit Zunahme des Querdurchmessers der Spaltöffnung, bei der Oeffnung der Spalte im Spiele. Während der Dimensionsänderungen des Spaltendurchganges variirt nach den Beobachtungen Mohl's (l. c. p. 719), welche durch N. J. C. Müller[2]) bestätigt wurden, der Durchmesser des Vorhofes nur wenig oder gar nicht (bei Gymnadenia conopsea fand Mohl eine gewisse Verengerung beim Schliessen des Spaltendurchganges). Der Hinterhof erweitert und verengert sich bei Haemanthus puniceus nach N. J. C. Müller (l. c. p. 92) in gleichem Sinne wie die Spalte zwischen den Schliesszellen, doch ist es unbekannt, ob solches allgemein zutrifft.

Obige Thatsachen reichen indess zur vollen Einsicht in den Mechanismus der Spaltöffnungen nicht aus. Fassen wir den Fall ins Auge, dass der äussere Umriss der Schliesszellen (von der Fläche gesehen) unverändert bleibt, und nehmen wir an, was nicht nothwendig sein muss, dass die Epidermiszellen eine unverrückbare Widerlage für den Schliesszellapparat bilden, beachten wir ferner, dass mit steigendem Turgor eher eine Zunahme als eine Abnahme des Volumens der Schliesszellen zu erwarten ist, so wird die Höhe der Schliesszellen (der Durchmesser senkrecht gegen die Blattfläche) zunehmen müssen, wenn die Spalte sich bei Wasserzufuhr öffnet, und abnehmen müssen, wenn unter dieser Bedingung deren Schliessung erfolgt. Auch Mohl nimmt solche Dimensionsänderung, wenigstens eine Höhenzunahme in den Schliesszellen an, doch ist ein Beweis für diesen Vorgang bis dahin nicht geliefert. So fehlt denn thatsächlich die Basis, um beurtheilen zu können, wie und warum zunehmender Turgor gerade entgegengesetzte Erfolge in dem Schliesszellapparat gewisser Pflanzen erzielt, und eine ganz bestimmte Alternative lässt sich nicht stellen, da solches durch verschiedene Umstände erreichbar ist. Ich erinnere z B. daran, dass ein mit dem hydrostatischen Druck zunehmendes Abrundungsstreben, welches auch Mohl ins Auge fasste, die Spalte sowohl erweitern als verengen kann, je nachdem der Querdurchmesser einer Schliesszelle geringer oder ansehnlicher als deren Höhe ist, dass ferner aber auch ungleiche Dehnbarkeit der Zellwandung gleiches zu Stande bringen könnte. Bei sol-

1) Die grossen Spaltöffnungen auf dem Blatte von Kaulfussia scheinen nach de Bary (Anatomie p. 96) überhaupt keiner Veränderungen der Spaltweite fähig zu sein.

2) Jahrbücher f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 85 u. 89.

cher Sachlage kann es nicht Aufgabe sein darzulegen, was alles möglich ist, wenn beim Oeffnen der Spalten die Schliesszellen einen gleichen äusseren Umfang bewahren oder an Umfang zunehmen. Bei den Amaryllideen, wo letzteres zutrifft, werden nach N. J. C. Müller beim Oeffnen der Spalte die Schliesszellen in das Lumen der angrenzenden Epidermiszelle stark convex vorgewölbt. — Als Ursache der in den Schliesszellen selbst angestrebten und der an einem Pflanzengliede faktisch erreichten Variationen der Spaltweite hat, wie früher mitgetheilt, Mohl den Turgor erkannt, und es ist hier nur noch nachzutragen, dass nach N. J. C. Müller (l. c. p. 80) die Schliesszellen durchgehends einen höheren Turgor als die angrenzenden Epidermiszellen besitzen. (Festgestellt durch Contraction mit Glycerin- und Zuckerlösungen verschiedener Concentration.)

Die Variationen der Spaltweite durch Beleuchtung werden wohl zweifellos durch Turgescenzänderungen erzielt, welche Lichtstrahlen innerhalb der Zellen hervorrufen. Streng erwiesen ist dieses freilich noch nicht, und so ist es auch noch ganz unbekannt, in welchem Sinne der Turgor schwankt, und ob die Schliesszellen in demselben oder in anderem Maasse als die Epidermiszellen durch Beleuchtung beeinflusst werden. Nach Beobachtungen Mohl's schafft längere Beleuchtung allmählich in den Zellen Zustände, welche das Offensein der Spalte begünstigen. Die Spaltöffnungen an den Blättern von Lilium bulbiferum öffneten sich sehr wenig, als die Blätter des Morgens in Wasser gebracht wurden, während die Schliesszellen bis auf $^1/_{377}$ bis $^1/_{280}$ Linie auseinanderwichen, als die Blätter bis 4 Uhr Nachmittags insolirt worden waren. Die Spaltöffnungen von Amaryllis und von Gräsern schliessen sich nach längerer Beleuchtung zwar immer noch an den unter Wasser gebrachten Blättern, doch langsamer als nach kurzer Beleuchtung. So fand Mohl an Blättern von Zea Mais, welche von 10 Morgens bis 2 Nachmittags der Sonne ausgesetzt gewesen waren, die Spalten nach Einlegen der Blätter in Wasser bald geschlossen, während dieselben theilweise noch nach $^3/_4$ Stunden geöffnet waren, als die bis 4 Uhr Nachmittags insolirten Blätter in Wasser gebracht wurden. Die Spalten selbst waren übrigens durch die um 2 Stunden verlängerte Besonnung nicht weiter geöffnet worden (Mohl, l. c. p. 716). — Eine Verdunklung soll nach Czech[1]) ziemlich schnell eine Schliessung herbeiführen. Die Spaltöffnungen der Blätter einer besonnten Hyacinthe fand unser Autor Nachmittags 3 Uhr auf mittlere Weite geöffnet, und als nun die Pflanze in einen dunklen Schrank gestellt wurde, waren die Spalten bald ganz geschlossen.

Welche Wirkungen das Licht in den Zellen zunächst ausübt, ist noch unbekannt, doch darf man wohl mit Sicherheit annehmen, dass nicht einfach, wie Mohl vermuthete, die allmähliche Anhäufung von assimilirter Substanz in den Schliesszellen die Ursache des beschriebenen Verhaltens der Spaltöffnungen ist. Offenbar handelt es sich um ähnliche Vorgänge wie in den täglichen periodischen Blattbewegungen.

Die Gaswege in der Pflanze.

§ 18. Einleitend ist schon im Allgemeinen gekennzeichnet worden, wie und warum in jeder lebensthätigen Pflanze osmotischer Austausch von Gasen nöthig ist, während nicht in allen Pflanzen Körper in Gasform vorkommen, und auch da, wo luftführende Räume sich finden, doch nicht immer, nämlich nur dann Körper in Gasform in das Innere der Pflanze gelangen, wenn Spaltöffnungen oder Lenticellen als offene Ausführungsgänge gegeben sind. In anderen Fällen müssen gasförmige Körper der Regel nach durch imbibirte Membranen, also osmotisch passiren, und auf diese Weise wird auch der Verkehr zwischen den nicht in offener Communication stehenden luftführenden Räumen innerhalb der Pflanze vermittelt. Wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden, sind diese für den Gasaustausch mit der Aussenwelt von Bedeutung, doch findet stets auch Austausch durch Zellen und Zellwände statt, welche den Pflanzenkörper gegen die Atmosphäre abgrenzen. Je nach den Eigenschaften der

1) Bot. Ztg. 1869, p. 805.

Pflanzenglieder, sowie auch nach äusseren und inneren Beeinflussungen wird der Antheil ungleich ausfallen, den freier Durchgang und Osmose an Aufnahme, resp. Ausgabe eines Gases haben. Ein relativ um so grösserer Theil der aufzunehmenden oder abzugebenden Gase und Dämpfe wird natürlich durch Spaltöffnungen, resp. Lenticellen seinen Weg nehmen, je schwieriger für jene Cuticular- resp. Peridermschichten permeabel sind. Zudem wird ein bestimmtes Verhältniss schon deshalb nicht eingehalten, weil die Ausführungsgänge unter verschiedenen Bedingungen ungleich weit geöffnet, und ferner auch Cuticula und Kork nicht unveränderlich sind. Ausserdem begünstigen die verschiedensten Umstände entweder den osmotischen oder den freien Gasdurchgang. Ich erinnere hier z. B. daran, dass durch Druckdifferenzen erzeugte Massenströmungen insbesondere der Gasbewegung durch offene Ausführungsgänge zu Gute kommen, dass ferner die Weite der Intercellularen und die Ausbreitung des communicirenden Intercellularsystemes für den Modus des Gasaustausches sehr in Betracht kommen muss.

Die Kenntniss des anatomischen Aufbaues und des Mediums, in welchem ein Pflanzentheil sich befindet, lässt zunächst im Allgemeinen durchschauen, ob neben dem osmotischen auch freier Gasdurchgang mit in Betracht kommt, indess kann es unsere Aufgabe hier nicht sein, concrete Fälle in dieser Hinsicht im Näheren zu beleuchten. Doch sei darauf hingewiesen, wie nicht wenige Pflanzen zeitweise submers sind, welche weiterhin Theile ihres Körpers über das Niveau des Wassers erheben und demonstriren, dass der osmotische Austausch unter Umständen auch da ausreichen kann, wo normalerweise Spaltöffnungen als Wege für den Gasdurchtritt mit funktioniren. Bei osmotischem Austausch ist im Allgemeinen die Kohlensäure gegenüber dem Sauerstoff und Stickstoff im Vortheil, und wenn solches für die Versorgung der assimilirenden Pflanzen mit der in Luft und Wasser nur relativ spärlich vorhandenen Kohlensäure wohl sicher von Bedeutung ist, so mögen doch hierbei auch die Spaltöffnungen eine hervorragende Rolle spielen, da dieselben an grünen Pflanzentheilen am reichlichsten auftreten[1].

Von luftführenden Räumen sind es besonders die communicirenden Intercellularen, in welchen Körper im gasförmigen Aggregatzustande auf weite Strecken innerhalb der Pflanze sich fortbewegen können. Aus diesem, wie aus jedem andern luftführenden Raume, nehmen dann turgescente Zellen in analoger Weise Gase auf, wie direkt aus der Atmosphäre, und die Dampfsättigung der eingeschlossenen Luftarten gestattet, dass ohne Nachtheil für die Pflanze nicht cuticularisirte und deshalb für gelöste Körper leichter permeable Zellwände an die Lufträume stossen können. Nicht alle, insbesondere nicht alle kleineren Intercellularräume sind in das communicirende Luftsystem eingeschlossen, und der Austausch dieser untereinander, sowie der Austausch von

---

1) Das Zusammenwirken von Gasaustausch durch offene Ausführungsgänge und durch Zellhäute ist wohl zuerst von Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1832, Bd. 25, p. 242) im Allgemeinen richtig aufgefasst worden, weiterhin hat dann Garreau in mehrfachen Arbeiten eine richtige Darstellung gegeben. — Merget's Annahme (Compt. rendus 1877, Bd. 84, p. 376), dass Gase wesentlich nur durch Spaltöffnungen in die Pflanze gelangen, und Barthélemy's gegentheilige Behauptung (ebenda p. 663), dass die Rolle der Spaltöffnungen beim Gasaustausch eine nur untergeordnete sei, bedürfen keiner besondern Kritik.

Gasen mit Gefässen und luftführenden Zellen wird osmotisch vermittelt. Dabei müssen sehr gewöhnlich Zellen durchwandert werden, da zumeist die Gefässe nicht direkt an einen Intercellularraum grenzen [1]).

Sind luftführende Räume vorhanden, so funktioniren dieselben auch beim Gaswechsel in der Pflanze, doch ist im Verhältniss zum osmotischen Austausch ihre Bedeutung in quantitativer Hinsicht, so gut wie bei den Spaltöffnungen, nach anatomischem Bau und nach vielfachen anderen Verhältnissen variabel [2]). Offenbar ist die luftförmige Zufuhr und Abfuhr von Gasen um so werthvoller für Pflanzenglieder und Zellcomplexe, je schwieriger auf andere Weise ihr Bedürfniss nach Gasen befriedigt werden kann, und in dieser Hinsicht mag die mächtige Entwicklung des Intercellularsystemes bei Nymphaea, Typha, Equisetum, überhaupt bei Pflanzen, deren Rhizome oder Wurzeln unter Wasser vegetiren, eine höhere Bedeutung haben. Uebrigens kommen bei den Wasserpflanzen die grossen luftführenden Intercellularräume als ein Mittel zur Verminderung des spezifischen Gewichtes in Betracht.

Gasblasen sind in turgescenten Zellen noch niemals und überhaupt bis dahin nur im Körper einiger Protozoen beobachtet worden [3]). Hinsichtlich Verbreitung und Gestaltung luftführender Räume muss auf anatomische Handbücher verwiesen werden. Ueber das, wie schon der Augenschein lehrt, sehr ungleiche Volumen, welches luftführenden Räumen zufällt, hat Unger [4]) eine Reihe von Bestimmungen ausgeführt, in welchen der Maximalwerth mit 71,3 Volumprocent für die schwimmende Pistia texensis, der Minimalwerth mit 3,5 Volumprocent für die fleischige Begonia hydrocotylifolia gefunden wurde. Das Intercellularsystem ist im Allgemeinen dauernd luftführend, dagegen sammelt sich in den Gefässen, auch in Intercellularen, während Blutungsdruck in den Pflanzen besteht, vielfach Flüssigkeit an, so dass deren Inhalt durch Luftblasen gebildet wird, welche durch capillar festgehaltene Wassersäulchen getrennt sind [5]). In diesem Zustand, welchen einzelne Gefässe auch noch in beblätterten und transpirirenden Pflanzen bieten können, ist natürlich die Wegsamkeit für Gase aufgehoben, und dem entsprechend konnte auch Dalimier [6]) durch sehr safterfülltes Holz keine Luft bei mässigem Drucke treiben.

Die Existenz eines communicirenden Intercellularsystems in Pflanzen lehren schon mikroskopische Beobachtungen, durch welche bereits Amici [7]) zu dem Schlusse kam, dass die Gefässe nicht in offener Verbindung mit dem Intercellularsystem stehen. Ebenso sind die gehöften Tüpfel an den Tracheiden des Coniferenholzes durch Sanio mikroskopisch, sowie durch Hartig und Sachs [8]) mit Hülfe von Injektionsversuchen als geschlossen erkannt und somit stellen auch die Tracheiden kein communicirendes Luftsystem dar. Die Communication der Intercellularräume ergiebt sich auch beim Durchtreiben von Luft, Experi-

---

1) Höhnel, Bot. Ztg. 1879, p. 544, vgl. auch de Bary, Anatomie 1877, p. 388.

2) Einige Experimente für concrete Fälle sind angestellt von Wiesner (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 10 ff. d. Septzgs.)

3) Engelmann in Handbuch d. Physiol. v. Hermann 1879, Bd. I, p. 348, u. Zoolog. Anzeiger 1878, p. 152.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1854, Bd. 12, p. 367. — Bestimmungen für lebendes Tannenholz Sachs, Porosität des Holzes, 1877, p. 10.

5) Ueber dieses früher vielfach behandelte Thema vgl. Treviranus, Physiologie 1835, Bd. I, p. 115, und Unger, Anatomie 1855, p. 319; Hofmeister, Flora 1862, p. 108. — Ferner Böhm, Bot. Ztg. 1879, p. 255, u. Höhnel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 121.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV sér., Bd. 20, p. 203.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1824, Bd. 2, p. 241.

8) Ueber die Porosität des Holzes, 1877, p 4. Separatabz. aus den Verhandl. d. physikal.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. — Das verhältnissmässig leichte Durchpressen von Luftblasen an der Grenze von Herbst- und Frühlingsholz, welches Sachs (l. c. p. 5) beobachtete, soll nach Höhnel (Bot. Ztg. 1879, 331) durch gefässartige Tracheidenstränge bedingt sein.

mente, welche mit den Fig. 14 u. 15 (p. 96) abgebildeten Apparaten ausgeführt werden können. Bei Anwendung der in Fig. 15 vorgeführten Zusammenstellung kann man, indem man nach dem Vorgange Höhnel's den Querschnitt mikroskopisch beobachtet, feststellen, dass bei mässigem Quecksilberdrucke Luftblasen so gut wie ausschliesslich aus den Intercellularräumen kommen. Dieses findet man auch dann, wenn anstatt des Blattes ein mit Lenticellen versehenes Zweigstück eingesetzt wird, dessen in das Gefäss *g* ragende Schnittfläche luftdicht verschlossen ist, während ohne solchen Schluss die Luft massenhaft aus den Holzgefässen austritt, welche auch so als sehr lange Luftröhren erkannt werden können[1].

Während frühere Autoren bei derartigen Versuchen das Hervortreten von Luft aus Intercellularräumen und Gefässen öfters nicht streng auseinanderhielten, geschah dieses unter Zuhülfenahme mikroskopischer Beobachtung von Höhnel[2], dessen experimentelle Erfahrungen mit den bekannten Thatsachen über die Separation der luftführenden Systeme in vollkommenem Einklang stehen. Der Umstand, dass bei Verwendung von lenticellenführenden Zweigen, deren im Luftgefäss befindliche Schnittfläche verschlossen, nur ganz vereinzelte Gasblasen aus den Gefässöffnungen kommen, zeigt, dass der osmotische Durchgang von Gasen aus dem Intercellularsystem zu den Gefässen nur sehr langsam von statten geht. Selbst bei Anwendung eines Quecksilberdruckes von 60 und mehr Centimeter kam immer nur wenig Luft aus den Gefässöffnungen. Hiernach ist es denn auch verständlich, warum in der Pflanze erhebliche Druckunterschiede im Gefäss- und Intercellularsystem bestehen können. — Ob für die Fortbewegung von Gasen in luftführenden Systemen bezüglich der Bewegungsschnelligkeit verschiedener Gase ein ähnliches Verhältniss besteht, wie es Graham bei Anwendung von Glascapillaren fand, lässt sich nicht ohne Weiteres behaupten, entscheidende Experimente fehlen aber, da Versuche von Barthélemy[3] nicht ausreichen.

Druck- und Bewegungszustände in der Pflanze vorhandener Gase.

§ 19. Die in den luftführenden Räumen eingeschlossenen Gase sind in lebensthätigen Pflanzen, was Zusammensetzung und Druckverhältnisse anbelangt, zumeist und oft in erheblichem Grade verschieden, da der Ausgleich des dauernd gestörten Gleichgewichts immer eine gewisse Zeit erfordert und in vielen Fällen nur sehr langsam von statten geht. Wie aus den vorigen Capiteln zu ersehen, werden im Allgemeinen Druckunterschiede nur da schneller verschwinden, wo offene und nicht zu enge Ausführungsgänge eine Verbindung mit der Umgebung herstellen. In diesem Falle scheint, so weit bekannt, auch die Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase verhältnissmässig am wenigsten von der Zusammensetzung der Luft abzuweichen, voraussichtlich indem immer Massenströmungen die Interdiffusion unterstützen, welche für sich allein sicherlich nur langsamer den Austausch bewerkstelligen würde. Uebrigens muss in einzelnen Theilen des oft nur mit engen Oeffnungen communicirenden Intercellularsystemes gleichfalls ein Unterschied in Druck und Zusammensetzung der Gase sich erhalten können, und wenn dieses bisher, hinsichtlich des Druckes wenigstens, nicht schlagend gezeigt ist, so ist doch für einzelne Fälle eine verschiedene Zusammensetzung der in Wurzeln (oder Wurzelstöcken), Stengeln und Blättern eingeschlossenen Luft festgestellt. So weit unsere Erfahrungen reichen, kommen die grössten Abweichungen in Druck

---

1) Derartige Experimente wurden schon ausgeführt von Hales, Statik der Gewächse 1748, p. 91 u. Taf. VII, Fig. 32.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 49 ff. — In dieser Arbeit ist weitere Literatur und Näheres über die Experimente nachzusehen.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 162.

und Zusammensetzungen da zu Stande, wo die Lufträume allseitig geschlossen sind, und insbesondere sind für die Gefässluft transpirirender Pflanzen, gegenüber der atmosphärischen Pressung, grosse Abweichungen im negativen Sinne constatirt worden.

Mannigfache Ursachen zielen dahin, Druck und Zusammensetzung der in der Pflanze eingeschlossenen Gase zu verändern, und mit Variation äusserer Verhältnisse wird auch öfters der Erfolg modificirt. Allgemein kommt bei lebensthätigen Pflanzen die Bildung von Kohlensäure und der Verbrauch von Sauerstoff im Athmungsprozess in Betracht, und in grünen beleuchteten Pflanzen vereint sich damit der umgekehrte und gewöhnlich quantitativ ausgiebigere Gaswechsel. Mit abweichender Zusammensetzung der Gase ist ferner eine Ursache der Gasbewegung gegeben, und Druckzustände können entstehen, wie z. B. ja auch ein dünnwandiger Kautschuckballon anschwillt, wenn er mit Kohlensäure gefüllt in Luft kommt, und umgekehrt zusammenfällt, wenn sich Luft im Innern und Kohlensäure ausserhalb des Ballons befindet. Wie aber abweichende Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase zu Gasbewegungen und Druckdifferenzen führen, erzeugen umgekehrt auch Druckdifferenzen Gasbewegungen, welche wieder Einfluss auf die Zusammensetzung der Gase haben können. Denn verschiedene Gasarten passiren ja ungleich schnell, sowohl wenn sie durch imbibirte Wandungen, als auch dann, wenn sie durch sichtbare oder unsichtbare Poren ihren Weg zu nehmen oder capillare Räume auf längere Strecken zu durchlaufen haben.

Druckunterschiede und Gasbewegungen kommen aber in mannigfacher Art durch innere Ursachen und äussere Eingriffe zu Stande. In solchem Sinne sind unvermeidlich Beugungen und Erschütterungen der Pflanzen, sowie Schwankungen der Temperatur und des Luftdruckes wirksam, und diese, wie andere Faktoren, kommen nicht nur in direkter, sondern auch mehrfach in indirekter Weise in Betracht. Denn auch die nach äusseren Verhältnissen veränderliche Absorption der Gase, sowie die Veränderungen in der Athmungsthätigkeit, im Wachsen, in Gewebespannung und andere Umstände müssen sich mehr oder weniger in Druck- und Bewegungszuständen der Gase geltend machen. Auch erzeugen Beleuchtung und Temperaturunterschiede des umgebenden Mediums, wenigstens in gewissen Fällen, Gasbewegungen, die ihrer Ursache nach noch nicht recht aufgeklärt sind. Dieses gilt auch für den negativen Gasdruck, welcher im Zusammenhang mit der Wasserbewegung und Wasserverdampfung in transpirirenden Pflanzen sich ausbildet und insbesondere in den Holzgefässen sehr ansehnlich sein kann.

Die Existenz einer Luftverdünnung in der Pflanze ergibt sich aus Versuchen, die schon von Hales[1]) angestellt wurden. Wird nämlich, wie es Fig. 16 zeigt, ein beblätterter Zweig in Wasser gestellt, und dem Gabelast *b* mittelst Kautschuk das luftführende Glasrohr *a* angepasst, welches in Wasser oder Quecksilber mit dem anderen Ende eintaucht, so zeigt die Erhebung der Sperrflüssigkeit an, dass Luft durch die Schnittfläche des Zweiges eingesogen wird.

---

1) Statik der Gewächse 1748, p. 90. Aehnliche Experimente bei Meyen, Physiol. 1838, Bd. 2, p. 73; Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 261; Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 150.

Sachs[1] sah u. a. in derartigen Experimenten bei Anwendung eines Kohlblattes das sperrende Quecksilber sich in 24 Stunden 3 cm erheben, und Barthélemy fand die gehobene Quecksilbersäule 4—5 cm hoch, als er einen beblätterten Zweig von Prunus Laurocerasus angewandt hatte. Diese Versuche lehren in jedem Falle, dass auch in den Intercellularräumen ein negativer Druck besteht, der indess in diesen, da Luft leichter Zutritt findet, nicht so hohe Werthe erreicht, als in den Gefässen des Holzkörpers.



Fig. 16.

Das Vorhandensein negativen Drukkes im Holzkörper geht aus Versuchen Th. Hartig's[2] hervor, in welchen die Hebung von Wasser in einem Steigrohre constatirt wurde, dessen oberes offenes Ende in einem Bohrloch im Holze eines Baumes endigte. Die Luftverdünnung in den Gefässen holziger und krautiger Pflanzen hat dann bestimmter v. Höhnel[3]) nachgewiesen, doch ist bis dahin nicht geprüft, ob auch in den luftführenden Zellen transpirirender Pflanzen negativer Druck besteht, was freilich der ganzen Sachlage nach kaum bezweifelt werden kann. Indem Höhnel Hauptachsen, Zweige oder Blattstiele mit Vermeidung von Verletzungen so umbog, dass sie local in ein Gefäss mit Quecksilber tauchten, und nun an dieser submersen Stelle einen scharfen Schnitt anbrachte, konnte er feststellen, dass von beiden Schnittflächen aus Quecksilber in die Gefässe eindrang, dessen Verbreitung nach Entfernung der Rinde oder nach Zerlegung der Pflanzentheile gewöhnlich schon durch das Hervortreten grauer Linien deutlich zu verfolgen ist. Da nun, um überhaupt Quecksilber in die Gefässe zu befördern, bei der geringen Weite dieser ein erheblicher capillarer Widerstand überwunden werden muss und trotzdem in manchen Fällen ein Vorrücken des Quecksilbers bis auf 50—60 cm von der Schnittfläche aus beobachtet wurde, ergibt sich, dass in den Tracheen eine sehr ansehnliche Luftverdünnung bestehen musste. Wird an Stelle des Quecksilbers eine den Zellwandungen adhärirende Flüssigkeit angewandt, so tritt an Stelle der Capillardepression die capillare Erhebung und die Gefässe werden auf eine weit grössere Strecke injicirt als bei Verwendung von Quecksilber. So fand es auch

1) In diesem und den meisten derartigen Versuchen war dem Zweige keine Gelegenheit geboten, Wasser aufzunehmen. Die obige Zusammenstellung dagegen vermeidet das sonst unvermeidliche Welken.

2) Bot. Ztg. 1861, p. 18.

3) Ueber den negativen Druck der Gefässluft. Strassburger Dissertation 1876; ferner in Jahrbüchern f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 77.

Höhnel[1]) als er wässrige Anilin-Fuchsinlösung, und Sachs[2]), als er Lithionlösung benutzte, bei welcher ersteren die Färbung das Vordringen anzeigte, während bei Lithionlösung die spektroskopische Prüfung zu controliren gestattete, wie weit Gefässe injicirt worden waren. In beiden Fällen erlaubt der Vergleich von Pflanzen, die innerhalb der Lösung zerschnitten wurden, mit anderen, welche in Luft zerschnitten und einige Minuten darauf in die Lösung eingestellt wurden, festzustellen, dass das schnelle und weitgehende Vordringen durch Fortbewegung in den Gefässen zu Stande kommt und die Flüssigkeiten ohne Mitwirkung des negativen Luftdruckes in derselben Zeit nur auf eine weit geringere Strecke vorrücken.

Beim Zerschneiden in Luft findet natürlich auch eine Ausgleichung des negativen Druckes statt, doch kommt offenbar sehr schnell eine Verschliessung der geöffneten Gefässe zu Stande, in Folge dessen von neuem in transpirirenden Zweigen ein negativer Druck sich ausbildet. Dieser kann schon nach einer Stunde, ja selbst schon nach kürzerer Zeit wieder ein sehr erheblicher sein, wie das Eindringen von Quecksilber erweist, wenn einige Centimeter von der alten Schnittfläche entfernt eine neue Durchschneidung des Stengels oder Blattstieles unter Quecksilber vorgenommen wird. Ein negativer Druck in den Gefässen (auch in den Intercellularräumen) kommt aber nur an transpirirenden Pflanzen zu Wege, in welchen also nicht soviel Wasser enthalten ist, als sie im Maximum aufzunehmen vermögen. Demgemäss fand auch Höhnel[3]) während des Winters die Luft in den Gefässen entlaubter Bäume wenig oder gar nicht verdünnt, und als unser Autor[4]) von gleichartigen Zweigen (Quercus, Iuglans, Syringa) die einen an Luft liegen liess, während er die anderen bis an die Schnittfläche in Wasser tauchte, wurde für jene ein weit ansehnlicheres Eindringen von Quecksilber beobachtet, als für letztere, an welchen sogar das Quecksilber in einzelne Gefässe gar nicht eindrang, als an untergetauchten Stengeltheilen ein neuer Schnitt angebracht wurde.

Bei submersen Wasserpflanzen bildet sich, wenigstens sofern die Pflanzen beleuchtet sind, ein positiver Gasdruck in den Intercellularräumen aus. Dem entsprechend quillt ein Blasenstrom hervor, wenn in den Stengel der unverletzten Pflanze ein Einstich gemacht wird, und an Schnittflächen kommen in schnellerer oder langsamerer Aufeinanderfolge Gasblasen zum Vorschein, so lange die Pflanze beleuchtet ist und die Intercellularräume geöffnet und nicht mit Wasser injicirt sind. Die analoge positive Gasspannung ist aber auch an Landpflanzen nach dem Untertauchen in Wasser zu constatiren und somit erwiesen, dass bei diesen der negative Druck der Intercellularluft von Umständen abhängt, welche mit dem Aufenthalt in der Luft gegeben sind. Nach Entziehung des Lichtes sinkt in submersen Pflanzen der Gasdruck, und es ist nicht unwahrscheinlich, wenn auch nicht mit Sicherheit festgestellt, dass derselbe unter Umständen negative Werthe erreicht. Das Zustandekommen dieses posi-

---

1) In F. Haberlandt's Wissenschaftl.-Praktischen Untersuch. a. d. Gebiete des Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 122.

2) Arbeit. d. Botan. Instit. in Würzburg 1878, Bd. II, p. 171. — Ueber die Verwendung von Lithionlösung wird im Kapitel Wasserbewegung noch weiter gesprochen werden.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. l. c. p. 115.

4) Ueber den negativen Druck der Gefässluft 1876, p. 27.

tiven Druckes hängt im wesentlichen von der Zersetzung der Kohlensäure in der beleuchteten Pflanze und der Ausscheidung eines Theiles des gebildeten Sauerstoffes in die Intercellularräume ab, aus welchen dieser nicht so schnell wie die löslichere Kohlensäure durch die einschliessenden Zelllagen in das umgebende Wasser diosmirt. Deshalb sinkt auch der Druck, wenn mit Entziehung des Lichtes die Produktion von Sauerstoff nicht nur aufhört, sondern dieses Gas sogar im Athmungsprozess consumirt wird. Ob in den Gefässen submerser Pflanzen gleichfalls positiver Gasdruck zu Stande kommt, ist noch nicht untersucht worden.

Obiger Gaswechsel ist auch die wesentlichste Ursache, dass die in submersen Wasserpflanzen eingeschlossene Luft mit der Beleuchtung ihre Zusammensetzung ändert. Durchgehends nimmt am Tage der Sauerstoffgehalt zu, und das in den Lufträumen enthaltene Gas enthält nach längerer Beleuchtung sehr gewöhnlich mehr Sauerstoff als die atmosphärische Luft, ohne jemals, so wenig wie die aus Schnittflächen hervortretenden Gasblasen, reiner Sauerstoff zu werden, da mit der veränderten Zusammensetzung der Uebergang von anderen Gasen, so insbesondere auch von Stickstoff, in die lufterfüllten Räume gesteigert wird. Nach längerer Verdunklung enthalten hingegen die in der Pflanze eingeschlossenen Gase öfters erheblich weniger Sauerstoff als die gewöhnliche Luft, während der Kohlensäuregehalt, welcher am Tage auf ein Minimum sinken kann, oft ansehnlich zunimmt. Der Gasaustausch mit dem umgebenden Wasser bringt es mit sich, dass Stickstoff, wie auch Sauerstoff, den in den Pflanzen vorhandenen Gasmassen niemals fehlt. In den an Luft befindlichen grünen Pflanzentheilen ist gleichfalls eine Abnahme der Kohlensäure und eine Zunahme des Sauerstoffs während der Beleuchtung bemerklich, doch scheinen hier die Unterschiede gewöhnlich nicht so auffallend zu sein, als bei submersen Pflanzen.

Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase. Da bei Anwendung der Luftpumpe oder beim Auskochen auch in der Pflanze absorbirt enthaltene Gase sich beimischen, so wird die wahre Zusammensetzung der in Lufträumen eingeschlossenen Gasmassen im Allgemeinen nur dann zu ermitteln sein, wenn die Gase durch einfaches Oeffnen der Lufträume oder durch ein Verdrängen mit Quecksilber gewonnen werden. So erhielten F. C. Calvert und E. Ferrand[1]) die Luft aus den Hülsen von Colutea arborescens durch einfaches Zerdrücken unter Quecksilber und in analoger Weise gewannen sie auch die Luft aus den hohlen Stengeln von Heracleum sphondylium, Angelica archangelica, Ricinus communis, Dahlia variabilis u. a. Pflanzen. Die unten mitgetheilten Analysen beziehen sich auf junge, noch nicht ausgewachsene, und auf alte, bereits trocknende und nahezu reife Samen enthaltende Hülsen. Letztere zersetzten offenbar viel weniger Kohlensäure als die jungen Hülsen, und hieraus erklärt es sich, dass in diesen der Kohlensäuregehalt bei Tage zumeist mehr abnahm als in jenen ältern Hülsen. Der Sauerstoffgehalt zeigt in beiden Fällen eine wohl merkliche, doch keineswegs ansehnliche Zunahme während des Tages. Für die Luft in den hohlen Stengeln der genannten Pflanzen ist sogar einigemal eine kleine Abnahme am Tage verzeichnet, während der Kohlensäuregehalt durchgehends in analoger Weise schwankte, wie bei Colutea.

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 377. Ferner lieferten Analysen der Luft in den Hülsen von Colutea: Erdmann, Jahresb. d. Chemie 1855, p. 727; Baudrimont, Compt. rend. 1855, Bd. 41, p. 178; Saintpierre und Magnien, ebenda 1876, Bd. 83, p. 490.

Stunde der Beobachtung	Tageszeit und Wetter	Die Luft enthielt in Volumprocenten			
		Junge Hülsen		Alte Hülsen von Colutea	
		Sauerstoff	Kohlensäure	Sauerstoff	Kohlensäure
11	Nacht	20,58	2,64	19,30	2,94
12	Mittag, bedeckt	20,77	2,45	20,63	2,46
7	Morgen, sonnig	20,84	1,93	21,14	2,32
12	Mittag, sonnig	21,03	1;76	21,25	2,11
4	Nachmittag, sonnig	21,25	2,10	20,68	2,11

Wie nach Eintauchen unter Wasser die Luft reicher an Sauerstoff werden kann, zeigen Versuche von Th. de Saussure[1]) mit Erbsenhülsen. In direkt der Pflanze entnommenen Hülsen war die Luft zusammengesetzt aus 19,3 O, 79,2 N und 1,5 CO_2, während sie bestand aus 30 O, 69 N und 1 CO_2, nachdem die Früchte unter Wasser besonnt worden waren. Auch das in submersen Wasserpflanzen eingeschlossene Gas ist am Tage, nach dem an Schnittflächen ausgeschiedenen Gase zu urtheilen, reich an Sauerstoff, und dieses fand auch Aimé[2]) für das in Algen (Fucus?) eingeschlossene Gas, in welchem früh Morgens der Sauerstoff zum Stickstoff im Verhältniss von 17 zu 83, vor Sonnenuntergang aber von 36 zu 64 gefunden wurde. Von dem aus Schnittflächen ausgeschiedenen Gas wird bei Behandlung der Kohlensäurezersetzung die Rede sein.

Eine ungleiche Zusammensetzung der in verschiedenen Theilen einer Pflanze eingeschlossenen Luft zeigen Experimente Dutrochet's[3]) mit Nuphar luteum an, in welchen die Gase aus den unter Wasser gehaltenen Pflanzentheilen mittelst der Luftpumpe ausgezogen wurden. Die so erhaltenen Gase bestanden in den Blättern aus 18 O und 82 N, im Rhizome aus 16 O und 84 N, in den Wurzeln aus 8 O und 92 N. Die Kohlensäure ist nicht bestimmt, und ferner ist nicht mitgetheilt, zu welcher Tageszeit die Pflanzen dem Experimente unterzogen wurden. Die Versuche von Lechartier[4]) mit Nymphaea, welche zu ähnlichem Resultate führten, sind in methodisch unzureichender Weise ausgeführt. — Ob thatsächlich die in Lufträumen eingeschlossenen Gase zuweilen reines oder fast reines Stickgas sind, wie F. Schulze[5]) dieses für Grashalme, sowie Stengel von Rumex und Angelica officinalis, Barthélemy[6]) für Pontederia crassipes, Typha u. a. angibt, dürfte wohl noch näher zu constatiren sein, und eventuell müsste aufgehellt werden, unter welchen Umständen eine solche Zusammensetzung zu Stande kommt. Denn von anderen Autoren[7]) wurden für hohle Stengel andere Resultate erhalten, und speziell in dem Blattstiel von Pontederia fand Ch. Martins[8]) eine Luft mit 15,5 Volumproc. Sauerstoff.

Während in den vorerwähnten Experimenten wesentlich oder ausschliesslich die in Fruchthöhlungen oder in Intercellularräumen enthaltene Luft in Betracht kam, gewannen E. Faivre und V. Dupré[9]) die in Holzgefässen von Morus und Vitis vinifera eingeschlossenen Gase,

1) Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 150. — Auch Ingenhousz (Versuche mit Pflanzen, übersetzt von Scherer, 1783, Bd. 2, p. 58) bemerkte bereits die Zunahme von Sauerstoff in beleuchteten Hülsen von Colutea u. a. Pflanzen.

2) Ebenda 1841, III. sér., Bd. 2, p. 536. 3) Mémoires u. s. w., Brüssel 1837, p. 175.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1867, V sér., Bd. 8, p. 368.

5) Lehrbuch d. Chemie für Landwirthe, 1853, I, p. 58.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 167.

7) Vergl. auch P. Gardner, Froriep's neue Notizen, 1846, Bd. 39, p. 323.

8) Mém. de l'Acad. de Montpellier 1866, Bd. VI, p. 365. Auszug in Compt. rend. 1866, Bd. 62, p. 737. — Hier sind auch Analysen der Gase aus den Lufthöhlen von Aldrovandia vesiculosa und den Wurzeln von Jussieua mitgetheilt.

9) Annal. d. scienc. naturell. 1866, V sér., Bd. 6, p. 366. — Nach Th. Bischoff (De vera vasorum plantarum structura et functione commentatio 1829, p. 81) soll die Gefässluft reich an Sauerstoff sein, doch ist kein Werth auf diese Angabe zu legen, da die angewandte Methode zu mangelhaft war.

indem sie unter einem Drucke von 1/2 bis 3/4 Atmosphären Quecksilber in die Gefässe trieben und das austretende Gas über Quecksilber auffingen. Bei Anwendung von Zweigen wurde doch nur Gefässluft gewonnen, da das Quecksilber in die Intercellularräume nicht eindrang. Während das in den Gefässen des Stammes eingeschlossene Gas im Winter fast gewöhnliche Luft war und z. B. im Januar nur 0,001 Proc. CO_2 enthielt, nahm mit erwachender Vegetation der Sauerstoffgehalt ab und der Kohlensäuregehalt zu, so dass schon Ende März, als das Treiben der Knospen begonnen, aber Blätter sich noch nicht entfaltet hatten, das gewonnene Gas enthielt in Volumproc. $CO_2 = 4,16$; $O = 17,39$; $N = 78,55$ und am 22. Juni die Luft sogar bestand aus $CO_2 = 14,63$; $O = 7,32$; $N = 78,05$ Volumprocent. Ende Oktober war wieder so ziemlich die Zusammensetzung der Atmosphäre erreicht (19,3 Volumproc. O und eine Spur CO_2). Die Luft in den Gefässen der Wurzeln fanden unsere Autoren während der Vegetationszeit durchgehends reicher an Kohlensäure und ärmer an Sauerstoff als im Stamme.

Absorbirte Gase. Die in der Pflanze im absorbirten Zustand enthaltenen Gase sind wohl bisher in keinem Falle ohne Beimengung von Gasen aus den luftführenden Räumen gewonnen worden. Auch haben wir keine auf sicherem Boden stehende Erfahrungen über die Absorptionsfähigkeit der Zellinhalte und der Zellwände, dürfen indess annehmen, dass die Kohlensäure in den Zellen relativ reichlich absorbirt werden kann. Ganz unbekannt ist es noch, ob gewisse Zellbestandtheile vermöge ihrer Zusammensetzung die Fähigkeit haben, bestimmte Gase in besonders reichlichem Maasse zu binden, was nach den Erfahrungen der Thierphysiologie und der Chemie sehr wohl möglich sein kann. Von Bedeutung ist jedenfalls der oft hohe hydrostatische Druck wenigstens dadurch, dass er eine Ausscheidung in Gasform innerhalb der Zelle verhindert, wenn ein absorbirtes Gas in weit grösserer Menge in einer Zelle enthalten ist, als der partiären Pressung dieses Gases in der angrenzenden Luftmasse entspricht. Thatsächlich ist dieses in den lebensthätigen Zellen der gewöhnliche Fall, wie die Ausscheidung von Kohlensäure aus athmenden und die Ausgabe von Sauerstoff aus assimilirenden grünen Zellen zeigt, da eben die Ursache dieser Ausscheidung in der Anhäufung dieser Gase in den Zellen gegeben ist. Mit der Thätigkeit der Zelle ist demnach auch die Zusammensetzung absorbirter Gase zweifellos verschieden, wie im Näheren aus den Thatsachen hervorgeht, welche in den die Produktion organischer Substanz und die Athmung behandelnden Kapiteln mitgetheilt werden.

Negativer Druck in den Gefässen. Damit überhaupt Quecksilber in die Gefässe eingesogen wird, muss die Luftverdünnung einen höheren Werth erreichen als die Capillardepression des Quecksilbers, welche u. a. in den freilich engen, nur 25 bis 30 Mikromill. weiten Gefässen von Aesculus Hippocastanum einer Quecksilbersäule von 30—43 cm entspricht. Dessenungeachtet drang auch in diese Gefässe das Quecksilber in Experimenten Höhnel's[1] auf 1 bis 5, 2 cm ein. Tritt aber einmal Quecksilber ein, so hängt die Höhe, bis zu welcher es befördert wird, natürlich auch von dem Rauminhalt des Gefässes ab, so gut wie ja auch in einer längeren Glasröhre das Quecksilber höher steigt, als in einer kürzeren, aber gleich weiten Glasröhre, wenn in denselben die Luft in gleichem Grade verdünnt worden war, bevor sie unter Quecksilber geöffnet wurden. Deshalb gibt auch die Steighöhe, mit Berücksichtigung der Capillardepression des Quecksilbers, kein vergleichendes Maass für die Luftverdünnung in Gefässen ab, wie dieses Höhnel irrig annimmt, denn ohne Weiteres ist keine Garantie geboten, dass selbst benachbarte Gefässe gleich lang sind oder dass das Volumen eines Gefässes durch Verschmelzung mit einem anderen Gefässe nicht erheblich vermehrt ist. Ob in den Holzzellen ein negativer Druck besteht, ist direkt noch nicht ermittelt, doch würden diese kürzeren Elementarorgane nur auf kurze Strecke injicirt werden, wenn auch die Luftverdünnung ausreichend wäre, um die Capillardepression zu überwinden. Da das Volumen der Gefässe nicht bestimmt wurde, so muss es auch zunächst dahin gestellt bleiben, ob thatsächlich ein stärkerer negativer Druck die Ursache ist, dass, wie Höhnel[2] fand, das Quecksilber in den Gefässen jüngerer Jahresringe im Allgemeinen höher steigt.

Nach Höhnel[3] soll der negative Druck in den Gefässen entstehen, indem Wasser, welches diese ganz oder theilweise füllte, bei genügend ausgiebiger Transpiration entfernt wird.

1) Ueber d. negativen Druck d. Gefässluft, 1876, p. 15.
2) Ebenda p. 15 u. 20, und Jahrb. f. wiss. B., 1879, Bd. 12, p. 126.
3) Jahrb. f. wiss. Bot., l. c. p. 121.

Bei Krautpflanzen wiederholt sich nach unserem Autor die partielle Anfüllung der Gefässe normalerweise in jeder Nacht, und hiermit sinkt oder verschwindet die Luftverdünnung in den Gefässen, nimmt aber zu oder kommt wieder, wenn am Tage die Transpiration gehörig gesteigert wird. Auch in den Holzpflanzen wechselt nach unserm Autor der Wassergehalt in den Gefässen, welche keineswegs während des ganzen Sommers nur Luft enthalten. Uebrigens wird bei holzigen Pflanzen ein einmal gebildeter negativer Druck sich lange erhalten, und Höhnel[1] hat durch direkte Versuche gezeigt, wie langsam eine Druckdifferenz zwischen der Luft der Gefässe und den benachbarten Lufträumen ausgeglichen wird. Sicherlich muss auf die besagte Weise eine Luftverdünnung entstehen, doch hat Höhnel nicht gezeigt, dass dieses die einzige Ursache ist, und die bis jetzt bekannten Thatsachen sprechen nicht gegen eine anderweitige fortwährende Neubildung und Unterhaltung des negativen Luftdruckes in der transpirirenden Pflanze. Ja, die baldige Regeneration des negativen Luftdruckes in abgeschnittenen Zweigen lässt vermuthen, dass noch eine andere Ursache, als die von Höhnel angenommene, negativen Druck in den Lufträumen transpirirender Pflanzen zu erzeugen vermag. Ich will hier nicht auf eine Discussion von Möglichkeiten eingehen, welche doch nur an der Hand neuer Versuche zu einer positiven Entscheidung zu führen vermöchten.

Um eine Wiederbildung verdünnter Luft in abgeschnittenen Zweigen zu ermöglichen, ist ein Verschluss der geöffneten Gefässe nöthig, welcher nach Höhnel[2] durch die an der Schnittfläche austretenden schleimigen Stoffe und nach Einstellen in Wasser auch durch anderweitige Bildung schleimiger Massen bewerkstelligt wird. Von Thatsachen füge ich noch hinzu, dass Höhnel[3] an einem Zweige von Tilia argentea das Quecksilber 6 cm hoch in die Gefässe eingedrungen fand, nachdem der Zweig $^3/_4$ Stunden an der Luft gelegen hatte und dann $7^1/_2$ cm von der Schnittfläche entfernt abgeschnitten wurde. In Eichenzweigen drang sogar das Quecksilber 10 cm hoch in die Gefässe ein, nachdem die Zweige 5 Stunden an Luft verweilt hatten und ein 15 cm langes Stück abgeschnitten war.

Der Ueberdruck in der Intercellularluft submerser und unverletzter Pflanzen erreicht wohl kaum so hohe Werthe wie die Luftverdünnung in den Gefässen. So ganz unerheblich ist der positive Druck in der Intercellularluft indess nicht, da u. a. ein untergetauchtes Blatt von Nymphaea, dessen Blattstielquerschnitt sich 26 cm tiefer unter Wasser befand, noch Gasblasen aus den Intercellularen hervorzutreiben vermochte[4]. Dieser Blasenstrom, welcher aus Schnittflächen submerser Wasserpflanzen (Elodea, Myriophyllum, Ceratophyllum sind geeignete Pflanzen) hervortritt, hört meist schon in weniger als einer Minute, zuweilen fast momentan auf, wenn die Pflanze verdunkelt wird, und somit zeigt dieses Verhalten an, dass die Entstehung des positiven Druckes von der Sauerstoffproduktion in beleuchteten Pflanzen abhängt, und ferner, dass in den, freilich mit grösseren Intercellularräumen versehenen Wasserpflanzen Druckdifferenzen schnell ausgeglichen werden. Die Entwicklung des positiven Druckes ist eine Folge davon, dass die turgescenten Zellen Sauerstoffgas an die Intercellularräume abgeben, weil dieses fortwährend im Inneren der grünen Zellen entstehende Gas in reicherem Maasse in diesen enthalten ist, als der partiären Pressung in den Intercellularen entspricht. Ein anderer Theil des Sauerstoffgases geht natürlich in gelöster Form in das umgebende Wasser über und kann, wenn dieser Uebergang reichlich stattfindet, an der Oberfläche in Blasenform ausgeschieden werden, wie dieses häufig Algenfäden zeigen, denen bei günstiger Beleuchtung sauerstoffreichere Gasblasen anhaften.

Ob im Dunkeln negativer Druck in der Intercellularluft submerser Pflanzen vorkommt, ist noch nicht untersucht, jedenfalls ist aber höchstens ein sehr geringer positiver Druck vorhanden, da beim Einstechen keine oder höchstens einige wenige Gasblasen hervorkommen, und, wie schon gesagt, ein Blasenstrom mit Verdunklung aufhört. Es erklärt sich dieses daraus, dass die durch Athmung gebildete Kohlensäure zwar auch in die Intercellularräume dringt, jedoch relativ leicht auf osmotischem Wege nach Aussen befördert wird, und dieserhalb, wie auch anderer Umstände halber, ist es theoretisch möglich, dass gele-

1) Ebenda p. 76. 2) Bot. Ztg. 1879, p. 320.

3) Ueber d. negativen Druck d. Gefässluft 1876, p. 20. — Derartige Versuche sind auch mitgetheilt von Sachs in Arbeit. d. Botan. Instit. in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 171.

4) Lechartier, Annal. d. scienc. naturell. 1867, V. sér., Bd. 8, p. 364.

gentlich eine Luftverdünnung in der Pflanze sich einstellt. Erheblich wird diese allerdings nicht sein, da sonst eine partielle Injektion der Intercellularräume mit Wasser zu erwarten wäre. Uebrigens ist bis dahin überhaupt noch nicht näher untersucht, welcher Complex von Ursachen für die Füllung der oft erheblich grossen Lufträume submerser Pflanzen mit Gasen von Bedeutung sind[1]), und in wie weit der Gasdruck selbst wieder eventuell für die Entwicklung der Intercellularräume in Betracht kommt.

Das Hervortreten von Gasblasen aus Wasserpflanzen beobachtet man leicht, wenn man eine Pflanze von Elodea, Myriophyllum, Ceratophyllum o. a. mit der Schnittfläche nach oben, in einen mit Wasser angefüllten Cylinder einsetzt und durch Anbinden an einen Glasstab *b* die Pflanze untergetaucht erhält, wie das durch die Fig. 17 versinnlicht ist. Da dieser Blasenstrom zur Demonstration der Kohlensäurezersetzung und zur Abschätzung der relativen Wirkung verschiedener Beleuchtung auf die Assimilationsthätigkeit benutzt werden kann, so werden wir auf dieses Phänomen in Kap. V, Abth. 3 zurückkommen und hier allein die Mechanik der Entstehung ins Auge zu fassen haben. Diese ist aber nach obigem ohne weiteres verständlich, und ebenso bedarf es keiner besonderen Erläuterung, warum die Blasenentwicklung bei zu geringer Assimilationsthätigkeit und ebenso dann aufhört, wenn die Intercellularen an der Schnittfläche durch capillar festgehaltenes Wasser oder sonst in irgend einer Weise verstopft sind. Endlich ist auch klar, warum die austretenden Gasblasen nie reiner Sauerstoff sind, übrigens in ihrer Zusammensetzung durch die Intensität der Sauerstoffproduktion, durch die Menge der in Wasser gelösten Gase (Kohlensäure und Stickgas) und viele andere Umstände beeinflusst werden. Wie aber dieser Blasenstrom thatsächlich von der Kohlensäurezersetzung abhängt und nicht etwa durch anderweitige Wirkungen des Lichtes in der Pflanze hervorgebracht wird, geht einmal daraus hervor, dass auch im diffusen Lichte die Blasenentwicklung noch vor sich geht, und dass diese dann aufhört, wenn allein die Kohlensäure dem Wasser entzogen wird. Letzteres führte Dr. Schwarz im Tübinger botanischen Institute aus, indem er einen kleinen Ueberschuss von Kalk- oder Barytwasser zugab. Der Blasenstrom erlosch jetzt sehr schnell, auch in direkter Sonne, kam aber wieder, wenn die Pflanze in reines Flusswasser gebracht oder wenn durch Einleiten von Kohlensäure die vorgenannten Oxyde in Carbonate verwandelt wurden.



Fig. 17. Mittelst des Korkes *a* wird der Glasstab *b* festgehalten.

Natürlich gibt es auch noch andere Ursachen, welche Gasblasen aus einer Schnittfläche hervorzutreiben vermögen. Es wird das u. a. erzielt durch Verminderung des Luftdruckes und Erhöhung der Temperatur, und es ist einleuchtend, warum aus einer Pflanze noch einige Zeit Gasblasen kommen, wenn dieselbe in sehr kohlensäurereichem Wasser gehalten wird, nachdem sich eine sauerstoffreiche Luft im Inneren gesammelt hatte[2]). Denn die Kohlensäure dringt ja in grösserer Menge in die Pflanze ein, als der schwieriger diosmirende Sauerstoff seinen Weg in das umgebende Wasser findet. Eine Temperatursteigerung kann natürlich nur vorübergehend Gasblasen hervortreiben, und obige Experimente zeigen, dass die erwärmende Wirkung der Sonnenstrahlen in der submersen Pflanze, entgegen der Annahme von N. J. C. Müller[3]), einen anhaltenden Blasenstrom nicht zu unterhalten vermag, dass überhaupt durch Insolation von der Kohlensäurezersetzung unabhängige Bedingungen für einen Blasenstrom nicht geschaffen werden. Immerhin be-

1) Einige Angaben hierüber bei Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 167, und bei Moll, Bot. Ztg. 1880, p. 53

2) Van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. sér., Bd. 9, p. 269; Lecoq, Compt. rend. 1867, Bd. 65, p. 1114, u. 1869, Bd. 69, p. 531; N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 37.

3) Botan. Untersuch. Bd. I, Heft 5 (1876), p. 380.

durfte diese Frage einer Entscheidung durch den Versuch, da wir in der von Dufour entdeckten und von Feddersen [1]) studirten Thermodiffusion ein Phänomen kennen, in welchem ein Gasstrom von der kälteren nach der wärmeren Seite einer Scheidewand geht, und ferner sich ein merklicher und mit der Temperatur zunehmender Druck in einer geschlossenen Thonzelle oder Thierblase ausbildet, wenn die eingeschlossene, dagegen nicht die umgebende Luft dampfgesättigt ist [2]).

In den Landpflanzen kommen indess sicherlich Gasströmungen auf andere Weise als durch Kohlensäurezersetzung zu Wege. Wenn wir hier absehen von mechanischen Erschütterungen, Temperaturwechsel u. dgl., so bleibt noch als eine fernere Ursache der negative Druck, welcher sich im Zusammenhang mit der Wasserverdampfung in dem Intercellularsystem entwickelt. Wie die Transpiration in verschiedenen Organen ungleich und nach äusseren Verhältnissen variabel ist, so wird auch sicherlich die luftverdünnende Wirkung an verschiedenen Stellen im Intercellularsystem ungleich ausfallen. Dann müssen aber Gasbewegungen veranlasst werden, welche unter Umständen, insbesondere bei Vorhandensein von Spaltöffnungen und Lenticellen, eine Luftcirculation durch die Pflanze nach sich ziehen können. Da die Nachweisung dieser Gasströme bisher nicht allgemeiner versucht ist, so lässt sich auch über ihre Richtung und ihre Bedeutung in der Pflanze nichts Bestimmtes sagen. Nachgewiesen sind indess derartige Gasströme für Nelumbium speciosum und Nymphaea, deren spaltöffnungsführende Blätter an Luft grenzen, und wo demgemäss, wie bei den Landpflanzen, nur ein Theil des Körpers lebhaft transpirirt.

Solche Gasströme können, wie schon Raffenau-Delile [3]) beobachtete, an hellen Tagen bei Nelumbium so lebhaft werden, dass auf der Oberfläche des Blattes herumlaufende Wassertropfen in ähnlicher Weise durch die aus den Spaltöffnungen dringende Luft herumgeworfen werden, wie es geschieht, wenn Luft in den abgeschnittenen Blattstiel eingeblasen wird. Nach Merget [4]) soll sich in einem besonnten Blatt, und ebenso in einem Blatt von Nelumbium, dessen Lamina durch Annäherung von heissem Eisen oder von Kohlenfeuer erwärmt wird, ein Luftstrom von der Blattfläche aus nach dem Innern der Pflanze bewegen, so dass aus den Intercellularen eines abgeschnittenen Blattstieles Luft hervordringt. Dieses geschah auch dann noch, als die Schnittfläche ein wenig unter Wasser getaucht war, und Merget erhielt derart aus einem besonnten Blatt in einer Minute $1/4$ Liter, aus einem durch Kohlenfeuer erwärmten Blatt sogar 1 Liter Luft, doch war auch in letzterem Falle der Druck, mit welchem die Luft hervorgetrieben wurde, nur im Stande, einer Wassersäule von 1 bis 3 cm das Gleichgewicht zu halten. Es ist aber nach Experimenten Barthélemy's [5]) schon die geringe, einer Wassersäule von 2 bis 3 cm Höhe entsprechende Saugkraft ausreichend, um aus einem mit der Pflanze in Verbindung stehenden Blatte von Nelumbium oder Nymphaea einen mächtigen Gasstrom zu ziehen. Diese Experimente wurden einfach angestellt, indem das Blatt unter eine mit Wasser abgesperrte Glocke gebracht und durch Erhebung dieser die entsprechende Luftverdünnung erzielt wurde. In diesem Falle wurde zweifellos durch andere Blätter Gas aus der Luft aufgenommen und so eine durch die Rhizome der Pflanze gehende Luftcirculation erzielt, welche in den grossen Intercellularräumen genannter Pflanzen grössere Widerstände nicht findet, worauf auch der Umstand hindeutet, dass die aus Blättern von Nelumbium extrahirte Luft in Versuchen von Raffenau-Delile, Merget und Barthélemy von der Zusammensetzung der Atmosphäre wenig oder gar nicht abwich. Voraussichtlich werden aber auch durch Besonnung und Erwärmung derartige circulirende Luftströme in den genannten Pflanzen hervorgerufen, und es ist wohl möglich, dass, wie es Raffenau-Delile annimmt, in gegebenen Fällen ein Theil eines Blattes Luft aufsaugt, welche aus einem anderen Theile desselben Blattes wieder hervorgetrieben wird.

Bei der Circulation von Luft durch die Rhizome werden sicherlich Beimengungen der in der Pflanze producirten oder osmotisch aufgenommenen Gase um so mehr sich bemerk-

---

1) Näheres vide Naumann, Allgem. Chemie 1877, p. 261.

2) Die Erklärung dieses Phänomens bei Kundt, Annal. d. Physik u. Chemie 1877, N. F. Bd. 2, p. 17.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1841, II sér., Bd. 16, p. 328.

4) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1469, u. ebenda 1874, Bd. 78, p. 884.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 152.

lich machen, je langsamer die circulirende Luftströmung ist. Ob der osmotische Uebergang von Gasen aus dem umgebenden Wasser ausreicht, um schon bei geringer saugender Wirkung einen merklichen Gasstrom zu unterhalten, muss dahin gestellt bleiben. Ueber Experimente mit Nymphaea, deren Blätter abgeschnitten oder untergetaucht waren, berichtet Lechartier[1]) Resultate, welche mit den von Barthélemy erhaltenen nicht übereinstimmen.

Im Vorigen sind eine Reihe Thatsachen aus den citirten Arbeiten mitgetheilt, welche wohl die Existenz von Gasströmen, die unabhängig von der Kohlensäurezersetzung entstehen, sicher stellen, indess wird es kritischer neuer Untersuchungen bedürfen, um über die Richtung dieser Gasströme und über die Abhängigkeit von äusseren Umständen bestimmteren Aufschluss zu erhalten. Entstehen aber solche Gasströmungen in den genannten Pflanzen, so dürfen wir auch auf deren allgemeine Verbreitung in anderen Pflanzen rechnen, bei denen mit offenen Ausführungsgängen versehene Pflanzentheile sich in der Luft befinden, doch wird freilich durch engere Intercellularräume die Gasbewegung nicht so lebhaft sein können wie bei Nymphaea. Dass es sich hier um Verhältnisse handelt, welche in den submersen Pflanzen nicht ausgiebig genug gegeben sind, bedarf keiner besonderen Discussion, dagegen sind die mechanischen Ursachen dieser Gasströme erst noch festzustellen. Ob hier die Thermodiffusion oder die Gasbewegung, welche von relativ trockener zu relativ feuchter Luft geht, oder ob ein anderer, mit Transpiration in näherm Verband stehender Umstand im Spiele ist, bleibt also zu entscheiden. Merget's Experimente mit Erwärmung eines Blattes, welche auch noch am todten Blatte von Nelumbium gleiches Resultat geben sollen, gestatten keine bestimmte Einsicht, ebenso nicht die Beobachtung von Raffenau-Delile, nach welcher zuweilen die aus Blättern von Nelumbium kommende Gasströmung bis Mitternacht anhält, zumeist freilich am Abend erlischt.

Kapitel IV.

Die Wasserbewegung in der Pflanze.

Allgemeine Uebersicht.

§ 20. Um Lebensthätigkeit zu ermöglichen, muss der vegetabilische Organismus eine gewisse Menge Wasser enthalten, welches bekanntlich als Imbibitionsflüssigkeit der Zellwände, des Protoplasmas und anderer organisirter Körper, sowie als lösendes Vehikel zu finden ist. Die Menge dieses Vegetationswassers ist aber nach äusseren und inneren Ursachen veränderlich. Das Welken einer Pflanze zeigt in jedem Falle eine Verminderung des Vegetationswassers an, und dass sogar ein gänzlicher Verlust dieses von gewissen Pflanzen oder Pflanzentheilen ertragen wird, lehren Samen, Moose, Flechten und andere Organismen, welche bei Zufuhr von Wasser wieder zur Lebensthätigkeit erwachen. Ferner wird im Allgemeinen der Wasservorrath in einer Pflanze modificirt, wenn safterfüllte Zellen ihr Volumen vergrössern oder bisher lebendige Elementarorgane mit dem Tode lufterfüllt werden. Aber auch ohne dass der Wassergehalt gerade schwanken muss, findet, wenigstens in Landpflanzen, ein lebhafter Wasserwechsel statt, indem die oberirdischen Theile Wasserdampf an die Atmosphäre abgeben, während durch die eingewurzelten Theile Wasser aus dem Boden in die Pflanze geführt wird. Die Wassermenge, welche auf

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1867, V sér., Bd. 8, p. 364.

diese Weise durch Landpflanzen den Weg nimmt, ist durchgehends ungleich ansehnlicher als die Menge des in einer turgescenten Pflanze vorhandenen Vegetationswassers[1], und gegenüber diesem durch die Pflanze sich bewegenden Wasser ist auch das Wasserquantum gering, welches beim Bluten der Weinstock, die Birke u. s. w. ausscheiden oder welches dazu dient, die Elemente Wasserstoff und Sauerstoff für Produkte des Stoffwechsels zu liefern. Muss es auch fraglich bleiben, ob und in wie weit durch gänzlich submerse Pflanzen eine Wasserbewegung normalerweise zu Stande kommt, so bringen doch schon Temperaturschwankungen, mechanische Beugungen u. dgl. mit sich, dass nicht immer dieselben Wassermoleküle als Vegetationswasser in der Pflanze bleiben, und jedenfalls führt selbst in einer nicht wachsenden Pflanze die Thätigkeit der lebendigen Zelle eine gewisse Wasserbewegung herbei.

Nachdem schon früher (Cap. II) die Aufnahme des Wassers in die Pflanze behandelt wurde, sollen nun die Gestaltung der Wasserbewegung in der Pflanze und die Ursachen, welche diese Wasserbewegung, sowie in gegebenen Fällen die Ausscheidung von Wasser aus der Pflanze herbeiführen, beleuchtet werden. In folgendem ist zunächst eine orientirende Uebersicht gegeben, welche zugleich die Verkettung der bei dieser Wasserbewegung in Betracht kommenden Modalitäten zeigen und es ermöglichen soll, wie die Ausdehnung des Gegenstandes es erfordert, den Wassertransport in der transpirirenden Pflanze, die Transpiration und die Ausscheidung flüssigen Wassers aus der Pflanze in einzelnen Abschnitten behandeln zu können.

Die Mechanik und die Wege, vermittelst welcher Wasser in die Pflanze oder aus der Pflanze gelangt, wurden in Kapitel II und III im wesentlichen gekennzeichnet. Denn entweder handelt es sich um flüssiges Wasser, welches sich in principieller Hinsicht wie ein gelöster Körper verhält, oder um Wasserdampf, welcher analog wie Gase durch luftführende Räume oder Zellwandungen seinen Weg findet. Thatsächlich muss ja jede turgescente Zelle flüssiges Wasser aufgenommen haben und wird nicht immer die gleichen Wassermoleküle in sich beherbergen, ferner nehmen an Landpflanzen imbibirende Wassertheilchen Gasform an, um entweder direkt (oder durch Vermittlung des Intercellularsystemes und der Spaltöffnungen, resp. der Lenticellen in die Atmosphäre abgegeben zu werden. Weiter werden flüssige Wassertheilchen sowohl von einer Zelle in die andere fortgeschafft, als auch innerhalb der Wandungen auf grössere oder kleinere Strecken transportirt.

Gerade bei der ausgiebigsten Wasserbewegung, durch welche bei Landpflanzen die grossen Mengen verdampfenden Wassers ersetzt werden, vermittelt ganz wesentlich die Fortbewegung in den Wandungen verholzter Zellen den Transport des Wassers von den Wurzeln in die Zweige und in die Blätter. Es ist eben gerade eine spezifische Eigenschaft verholzter Wandungen, eine schnelle Fortbewegung des imbibirten Wassers zu gestatten, während in anderen Wandungen die Wasserbewegung bei gleicher Triebkraft ungleich langsamer von statten geht. Diese spezifische Eigenschaft verbleibt den verholzten

---

[1]) In turgescenten saftigen Pflanzen liegt der Wassergehalt gewöhnlich zwischen 60 und 90 Proc., und selbst in Holzpflanzen dürfte der Wassergehalt nicht unter 30 Proc. gehen. Einige Zusammenstellungen in Mayer's Agrikulturchemie 1876, II. Aufl., Bd. I, p. 322.

Wandungen auch nach dem Absterben des lebendigen Zellinhaltes und so sind es allgemein die Zellen und Gefässe des Holzkörpers, welche der Wasserbewegung in ganz hervorragender Weise dienen, freilich schon deshalb nicht immer in gleichem Maasse, weil auch mit dem Alter die Leitungsfähigkeit abnimmt, so dass ältere Kernholzlagen für den Wassertransport in Bäumen wenig oder gar keine Bedeutung haben.

Die verholzten Elemente der Gefässbündel haben also die Fortbewegung des Wassers auf weitere Strecken zu vermitteln, um aber in jene zu gelangen, müssen die Wassertheilchen in den aufnehmenden Organen zunächst die nicht verholzten Wandungen der meist parenchymatischen Rindengewebe durchwandern. Da hinwiederum nicht verholzte Wandungen die Begrenzung der Intercellularräume, sowie der Blätter und Stengelorgane zu bilden pflegen, haben die Wassertheilchen, um den Transpirationsverlust zu decken, wieder ihren Weg durch solche Zellwandungen zu nehmen, welche bezüglich der Wasserleitung gegen die verholzten Wandungen weit zurückstehen. Gleichviel ob nun in den Zellen mit unverholzten Wandungen das Wasser durch die Zellen oder innerhalb der Wandungen oder gleichzeitig auf beiden Wegen fortgeschafft wird, so ist es doch in jedem Falle bedeutungsvoll, dass auf solchen minder günstigen Wegen die Wassertheilchen im Allgemeinen kürzere Strecken zu durchlaufen haben, indem die Gefässbündel durch ihre Vertheilung in die Zweige und Blätter zunächst die Herbeischaffung von den entfernten Aufnahmeorten her besorgen.

Der bevorzugten Leitungsfähigkeit der verholzten Elementarorgane ist es aber umgekehrt auch zuzuschreiben, dass die Wasserbewegung wesentlich in den Gefässbündeln vor sich geht, und z. B. der Transpirationsverlust eines Zweiges noch gedeckt wird, wenn ein Rindenring weggenommen wurde, bald aber ein Welken eintritt, wenn die Communication des Holzkörpers unterbrochen, die Continuität der Rinde dagegen erhalten wurde. Eine gewisse Menge Wasser wird allerdings auch in der Rinde fortbewegt, nur ist diese Menge viel zu gering, um genügenden Ersatz für das verdampfende Wasser leisten zu können. Ueberhaupt muss ein jedes Gewebe, dessen Zellwandungen für Wasser permeabel sind, eine Fortbewegung des Wassers gestatten, doch hängt die Ausgiebigkeit dieser Fortbewegung von Qualitäten ab, welche wir so lange einfach als Thatsachen hinnehmen müssen, bis wir eine weitergehende Erklärung aus molekularer Struktur, aus der Zusammensetzung der Wandungen, sowie aus der Anordnungsweise der Elementarorgane zu geben vermögen. So ist es auch noch nicht sicher bekannt, ob die Wandungen verholzter Elementarorgane etwa einer Wasserbewegung viel geringere Widerstände in longitudinaler als in transversaler Richtung entgegensetzen; übrigens muss auch in dieser Richtung Wasser fortbewegt werden, um z. B. angrenzende Zellen mit Wasser zu versorgen. Es stehen aber auch nicht allen in Luft ragenden Pflanzen verholzte Elemente zu Gebote. Die Conidien abschnürenden Hyphen von Penicillium müssen z. B. durch Fortbewegung des Wassers von Zelle zu Zelle oder innerhalb der Wandungen ihren Bedarf erhalten und auch den meisten Moosen gehen verholzte Elementarorgane ab, doch tritt auch bei diesen bekanntlich leicht Welken ein, wenn die Transpiration durch äussere Verhältnisse einigermaassen gesteigert wird.

Die gleichen Ursachen, welche veranlassen, dass eine Pflanze dargebotenes Wasser aufsaugt, wenn sie nicht soviel Wasser enthält, als sie aufzunehmen vermag (um es kurz auszudrücken in einem ungesättigten Zustand sich befindet), veranlasst auch die mächtige Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen. Um den Verlust zu decken, welcher durch die Transpiration in Pflanzentheilen entsteht, wird benachbarten Elementarorganen Wasser entrissen, und von diesen aus setzt sich dieser Vorgang auf angrenzende, relativ gesättigtere Theile fort bis zu den Wurzeln und überhaupt den Gliedern, die ihrer Umgebung Wasser zu entnehmen vermögen und durch einen gewissen Wassermangel hierzu befähigt werden.

Zunächst wird gewöhnlich, insbesondere auch in den Blättern, den Wandungen turgescenter Zellen Wasser entzogen und Ersatz theilweise durch Zufuhr aus benachbarten Zellhautelementen, theilweise durch Entnahme aus dem Zellinhalt geleistet, denn letzterer gibt ja unvermeidlich Wasser an die Zellhaut ab, wenn durch Wasserverlust in dieser der bisherige Gleichgewichtszustand gestört wird. In angrenzende Zellen und Zellwände setzt sich das gleiche Spiel fort, bis endlich auch verholzten Zellwandungen Wasser entrissen wird. In diesen entsteht dann, vermöge der grossen Leitungsfähigkeit der Wandungen, bei gleicher Betriebskraft eine ungleich ausgiebigere Wasserbewegung, die, wie schon bemerkt, zur Folge hat, dass wesentlich die verholzten Elemente den Wassertransport auf weitere Strecken vermitteln. Eine solche Fortpflanzung der Wasserbewegung wird natürlich in gleichem Sinne zu Stande kommen, wenn durch irgend eine andere Ursache, etwa in Folge von Wachsthum, eine Zelle ihrer Nachbarin Wasser zu entreissen vermag. Ferner wird Wasser sich von einem Punkte aus fortbewegen, wenn in Zellwand oder Zelllumen mehr Wasser enthalten ist, als unter den gegebenen Verhältnissen hier festgehalten werden kann.

Die nächste Ursache dieser Wasserbewegung sind Anziehungskräfte, welche jedenfalls in der Zellwandung oder zugleich auch im Zellinhalt zur Geltung kommen, und die Transpiration erzeugt die Wasserbewegung, indem durch die Entreissung von Wassertheilchen jene Anziehungskräfte geschaffen werden. Je weiter eine Zellhaut von dem Sättigungszustand entfernt, und somit je ansehnlicher die Transpiration ist, um so mehr wird diese Betriebskraft gesteigert, welche endlich nicht mehr besteht, wenn die Pflanze so viel Wasser enthält, dass sie dem Boden solches nicht mehr zu entziehen vermag. Dem entsprechend saugt dann ein Stammstück, welches einer transpirirenden Pflanze entnommen wurde, Wasser ein, und eine Pflanze wird durch Wasseraufnahme schwerer, wenn die Transpiration aufgehoben wurde, während die Gelegenheit Wasser aufzunehmen fortbesteht. So wechselt auch in der Natur der Wassergehalt einer Landpflanze nach äusseren Verhältnissen, ja manche Pflanzen, wie Moose und Flechten, werden gelegentlich staubtrocken, um durch Regen oder Thau wieder in den turgescenten Zustand zurückzukehren. Andere Pflanzen sind, wie schon das Welken lehrt, am Tage oft wasserärmer, kehren aber in den straffen Zustand zurück, sobald das Verhältniss zwischen aufgenommenem und verdampfendem Wasser eine genügende Zunahme des Wassergehaltes herbeiführt. Dieses kann natürlich sowohl durch Herabsetzen der Transpiration, als auch durch gesteigerte Wasserzufuhr erzielt werden.

Nur wenn die Transpiration unterdrückt oder mindestens sehr beschränkt ist, kommt ein solcher Wasserreichthum in der Pflanze zu Wege, dass nach Decapitiren des Stammes aus dem Wurzelstumpfe, oder aus einer durch Entfernen eines Astes erzeugten Schnittfläche, Wasser hervortritt. Dieses Phänomen des Blutens zeigen deshalb Weinstock, Birke und andere Pflanzen im Frühjahr, ehe die Blätter sich entfalteten, doch kann jenes auch zu jeder Zeit im Sommer erzielt werden, wenn zuvor die Transpiration einige Zeit unterdrückt war. Dem entsprechend stellt sich das Bluten auch einige Zeit nach Decapitiren eines Stammes ein, obgleich der stehen gebliebene Stumpf zunächst Wasser in die Schnittfläche einsog.

Beim Bluten dringt insbesondere aus dem Holzkörper, auch aus den sonst luftführenden Gefässen, eine meist substanzarme wässrige Flüssigkeit hervor, deren Menge allmählich das vereinte Volumen von Stammstumpf und Wurzelsystem weit übersteigen kann. Dieses Wasser tritt aus der Schnittfläche hervor, weil hier der geringste Widerstand sich bietet und dieses anhaltende Hervortreten, sowie auch die Druckkräfte, welche ein auf den Stammstumpf gesetztes Manometer anzeigt, lehren, dass im Innern der Pflanze dauernd Kräfte thätig sind, durch welche Wasser gewaltsam in Gefässe und wohl auch andere luftführende Räume getrieben und in diesen unter Druck gesetzt wird. Dieser Blutungsdruck, zu dessen Erzeugung nicht allein Wurzeln, sondern auch Stammtheile befähigt sind, steigt nur selten auf den Druck einer Atmosphäre und ist sehr gewöhnlich viel geringer. Ist nun schon der Blutungsdruck nicht überall vorhanden, so ist er auch nicht ausreichend, um Wasser bis in die Gipfel von Bäumen zu treiben, und gerade während der Zeit, in welcher die grössten Wassermengen zu den transpirirenden Organen geschafft werden müssen, besteht ein Blutungsdruck als treibende Kraft nicht.

Immerhin mag der Blutungsdruck bei manchen krautigen Pflanzen einige Bedeutung für die Wasserversorgung haben, und wenn auch im Allgemeinen an sonnigen Tagen in Krautpflanzen eine negative Spannung in Gefässen sich ausbildet, so kehrt doch leicht, und sehr gewöhnlich schon während feuchter Nächte, der Blutungsdruck zurück. Es ergibt sich dieses für Aroiden, Impatiens, Gräser u. a. aus dem Hervortreten von Wassertropfen an Blattzähnen oder an anderen bestimmten Stellen der Blätter, da dieses Hervortreten nur dann eintritt, wenn Wasser mit einer gewissen Kraft in das Innere der Pflanze gepresst wird. Doch nicht alles Hervortreten von Wasser ist an die Existenz eines Blutungsdruckes gekettet, denn die Nektarien scheiden auch dann noch Wasser aus, wenn in der Pflanze ein nicht unerheblicher Wassermangel besteht. Hier veranlassen nämlich lösliche Körper durch ihre osmotische Wirkung ein Hervortreten von Wasser, welches ja überall da stattfinden muss, wo ein Gewebe einseitig mit einem osmotisch wirksamen Körper in Contact kommt. Auch der Blutungsdruck ist eine osmotische Leistung, welche indess im näheren noch nicht auf ihre Ursachen genügend zurückgeführt wurde.

Wie Fortschaffung innerhalb der Zellwand und von Zelle zu Zelle zusammengreifen und wie Blutungsdruck bei der Wasserversorgung mitwirkt, ist im Allgemeinen durch das Gesagte gekennzeichnet. Auch ergibt sich unmittelbar, dass diese Faktoren nicht nur nach spezifischen Eigenschaften von Pflanzen und Pflanzentheilen, sondern auch nach äusseren Verhältnissen eine relativ ungleiche

Bedeutung haben. Der Blutungsdruck ist ohnedies in den meisten Fällen nicht vorhanden und verholzte Elementarorgane, welche insbesondere dazu bestimmt sind, das in Wandungen imbibirte Wasser auf weite Strecken zu befördern, kommen wesentlich nur den Gefässpflanzen zu. Doch auch in diesen wird im parenchymatischen Gewebe der Rinde oder in einem aus aneinandergereihten Zellen gebildeten Haare ein Uebergang des Wassers von Zelle zu Zelle immer mitwirken, und schwerlich wird die Spitzenzelle eines Haares oder eines in die Luft ragenden Pilzfadens Wasser zugeführt erhalten, welches sich nur in Zellwandungen bewegte.

Der Blutungsdruck vermag Wasser nur bis auf eine gewisse Höhe und nicht entfernt bis in die Gipfel der Bäume zu treiben, weil mit der Saftfülle im Innern des Stammes eine drückende Wassersäule besteht, welche bei einem gewissen Drucke ebensoviel Wasser aus den Wurzeln der Pflanze hervortreibt, als der- wie eine Pumpe wirkende Blutungsdruck hereinzuschaffen vermag. Wenn aber eine solche Ueberfülle von Wasser nicht vorhanden ist, oder sogar ein gewisser Wassermangel existirt, so fehlt auch eine solche durch ihren Druck das Wasser aus den Wurzeln treibende Wassersäule, da sowohl das in den Zellwänden imbibirte, als auch das in lebendigen Zellen befindliche Wasser durch molekulare Kräfte festgehalten wird, welche von den Micellen organisirter Substanz und im Inhalt der Zellen ausserdem von gelösten Stofftheilchen ausgehen, die unter den gegebenen Verhältnissen ansehnliche osmotische Leistungen zu Stande bringen. So festgehalten drückt die eine Micelle umkleidende Wassersphäre ebensowenig auf die benachbarten Wassersphären, wie etwa Kugeln, welche an die Wand genagelt sind und deren abwärts ziehendes Gewicht, auch wenn die Kugeln bis zum Berühren genähert sind, von dem festhaltenden Nagel getragen wird. In der einzelnen Zelle lastet allerdings auf der erdwärts gewandten Wandung ein der Höhe der Flüssigkeitssäule entsprechender Mehrdruck, doch eben weil die Zellwände den Druck tragen, und übrigens das Wasser im Innern durch osmotische Kräfte fest gehalten wird, hat in einer Kette übereinandergestellter Zellen die unterste Wandung keinen höheren Druck auszuhalten, als die erdwärts schauende Wandung der obersten Zelle, vorausgesetzt dass alle Zellen vollkommen gleichartig sind, und sie nicht mehr Wasser enthalten, als unter den gegebenen Verhältnissen durch osmotische Kräfte thatsächlich festgehalten wird.

Bei solcher Fortschaffung ist (cet. paribus) immer gleiche Arbeit für gleichgrosse Hebung eines Wassertheilchens nöthig, gleichviel ob der Transport im Gipfel des Baumes oder an dessen Basis geschieht. Zur Versinnlichung dieser übrigens einfachen Sache lasse man eine Kette von Arbeitern in gleicher gegenseitiger Entfernung auf Leitersprossen übereinandergestellt und damit beschäftigt sein, die zum Bau eines Hauses bestimmten Backsteine durch Zuwerfen in die Höhe zu schaffen. Dann wird ein jeder Mann dieselbe Arbeit zu leisten haben, um einen Backstein zu dem nächsthöheren Arbeiter zu befördern, gleichviel ob er hoch oder tief auf der Leiter postirt ist. Ganz anders aber liegt die Sache, wenn eine continuirliche und auf die Unterlage drückende Wassersäule vorliegt, denn um eine solche eine gewisse Strecke in die Höhe rücken zu machen, bedarf es um so grösserer Kraft, je höher die zu bewegende Wassersäule ist. Diese Ueberlegungen zeigen leicht, dass an sich keine beson-

ders grosse Bewegungskraft nöthig ist, um ein Wassertheilchen bis in den Gipfel eines Baumes zu schaffen, und nicht in dem Transport bis dahin, sondern in der Ausgiebigkeit dieser Wasserbewegung liegt das Merkwürdige und Schwierige dieses mechanischen Problemes. Uebrigens ist im Kap. I dieses Buches mitgetheilt, mit welcher gewaltigen Kraft insbesondere imbibirtes Wasser festgehalten wird und wie mit sinkendem Wassergehalt die Anziehungskraft zum Wasser zunimmt, folglich auch mit der Transpiration die Bewegungskraft gesteigert wird.

Wenn auch bereits durch Malphigi, Mariotte, Woodward[1]) mancherlei Thatsachen über die Wasserbewegung bekannt wurden, so war es doch Stephan Hales[2]) vorbehalten, durch seine meisterhaften Untersuchungen die Basis zu schaffen, auf welcher wir heute noch fussen. Insbesondere erkannte Hales, dass in transpirirenden Pflanzen eine von den Blättern ausgehende saugende Wirkung die Ursache der Wasserbewegung ist, und dass im Holzkörper das Wasser fortgeleitet wird. Auch hat unser Autor Blutungsdruck als ungenügend, um hohe Bäume mit Wasser zu versorgen, erkannt. Nachdem Dutrochet[3]) alle Wasserbewegung durch Osmose zu erklären versucht hatte, finden wir eine in den Hauptzügen richtige Darstellung der Wasserbewegung bei Meyen[4]). Der Antheil, welchen andere Autoren an dem Ausbau einzelner Zweige unseres Themas haben, wird in den entsprechenden Paragraphen mitgetheilt werden.

Abschnitt I. **Der Wassertransport in der transpirirenden Pflanze.**

§ 21. Die ausgiebigste Wasserbewegung in der Pflanze, welche hier zunächst näher beleuchtet werden soll, dient dazu, den durch Transpiration herbeigeführten Wasserverlust zu decken, und ist unabhängig vom Blutungsdruck, auf welchen deshalb in folgendem keine Rücksicht genommen wird. Die allgemeinsten Ursachen dieser Wasserbewegung sind dadurch gegeben, dass Zellwände durch Imbibitionskraft oder Zellinhalte durch osmotische Wirkung Wasser an sich reissen, und dieserhalb können wir auch diese gegen Anziehungscentra gerichtete Wasserbewegung centripetale oder durch Saugung erzeugte Wasserbewegung nennen. In den Landpflanzen wird hauptsächlich durch die Transpiration, durch Entreissung von Wassermolekülen aus Zellwandungen, die treibende Kraft erzeugt, indess vermögen natürlich auch andere Ursachen, wie z. B. die Volumzunahme von Zellen centripetale Wasserbewegung zu erzielen, welche also in submersen und nicht transpirirenden Pflanzen ebenfalls in Betracht kommt.



Fig. 18.

Die saugende Wirkung, welche ein transpirirender Zweig geltend macht, lässt sich durch die Hebung von Quecksilber leicht veranschaulichen. In Fig. 18

---

1) Vergl. Sachs, Geschichte der Botanik, 1875, p. 499. Auch Treviranus, Physiologie, 1835, Bd. I. p. 300.

2) Statik der Gewächse, 1748. 3) Mémoires, Brüssel 1837, p. 201.

4) Pflanzenphysiologie, 1838, Bd. 2, p. 50 u. 55.

steigt das Quecksilber in dem Maasse, als Wasser von der Pflanze aufgenommen wird, und wenn man Zweige von Holzpflanzen verwendet, wird nicht selten das Quecksilber um 10—30 cm höher im Schenkel *a* als im Schenkel *b* stehen, bis endlich das Durchsaugen von Luft durch die Pflanze dem Versuche ein Ende macht. Höher noch erhebt sich gewöhnlich das Quecksilber, wenn durch Einsetzen von Manometern in den Holzkörper das relativ leichtere Durchsaugen von Luft durch das Intercellularsystem vermieden wird. Hartig[1]) konnte an Manometern, welche in das Holz von Bäumen vermittelst Bohrlöchern eingesetzt waren, beobachten, dass beim Ahorn die Saugkraft der Hebung einer Quecksilbersäule von 76 cm gleich kam. Derartige Versuche gelingen auch mit krautigen Pflanzen, deren Welken einigermassen zu vermeiden ist, indem, aus noch später mitzutheilenden Gründen, die Schnittfläche unter Wasser hergestellt wird und keinen Augenblick mit Luft in Contact kommt. Hales[2]), welcher derartige Versuche zuerst anstellte und richtig interpretirte, zeigte auch, dass die Transpiration die Ursache ist, und demgemäss die saugende Wirkung durch Entfernung der Blätter auf einen geringen Werth herabgedrückt wird. Es ist ferner leicht nachzuweisen, dass ein beblätterter Zweig, welcher zuvor mit Wasser sich sättigen konnte, überhaupt keine Erhebung des Quecksilbers erzielt, sofern eine Verdampfung von Wasser verhindert wird.

Diese Saugkraft erstreckt sich aber bis in die Wurzeln und dem entsprechend saugt nach Decapitiren des Stammes der stehen gebliebene Stumpf oder auch eine abgeschnittene Wurzel durch die Schnittfläche eine erhebliche Menge Wasser auf, bis endlich in dem aufgesetzten Rohr das Fallen des Wassers aufhört und durch den Blutungsdruck ein Steigen veranlasst wird. Diese Erfahrungen lehren ferner, dass die durch das Phänomen des Blutens in die Pflanze geschafften Wassermengen nicht entfernt ausreichen, um eine nur mässig transpirirende Landpflanze mit Wasser zu versorgen. Das ergibt sich auch aus dem Vergleich der Wassermengen, welche eine Pflanze verdampft, mit den Mengen, welche der Stammstumpf ausscheidet. Hofmeister[3]) fand u. a., dass eine Topfpflanze von Urtica urens in 24 Stunden 9 grm Wasser verdampfte, während nach dem Abschneiden der Pflanze der blutende Stammstumpf derselben Pflanze nur etwa $^1/_9$ jener Wassermenge in gleicher Zeit ausschied. Aehnliche Resultate erhielt auch Sachs[4]), als er die Blutungsmenge mit der Quantität Wasser verglich, welche der mit der Schnittfläche in Wasser gestellte Spross aufnahm.

Die erwähnten Thatsachen, dass eine Pflanze nur dann saugend wirkt, wenn sie nicht mit Wasser gesättigt ist, lehren sogleich, dass die Kräfte, welche über-

---

1) Bot. Ztg. 1861, p. 17, u. 1863, p. 280. Ueber die an den angeführten Zahlenwerthen anzubringenden Correctionen vgl. Höhnel, Ueber den negativen Druck der Gefässluft 1876, p. 6.

2) Statik der Gewächse 1748, p. 26, 49 u. s. w. — Solche Versuche wurden u. a. auch angestellt von Duhamel, Meyen (Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 70), Unger (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1864, Bd. 44, p. 8, d. Separatabz.) u. A. — Vgl. auch Höhnel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 77.

3) Flora 1862, p. 107.

4) Lehrbuch, III. Aufl. p. 598 und Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 288.

haupt Wasser in die Pflanze schaffen, also Imbibition und osmotische Wirkungen, auch die Ursache der Wasserbewegung sind. Da Imbibition der Zellwand und osmotische Spannung in der lebenden Zelle in innigem Connexe stehen, müssen sie nothwendig in dem im vorigen Paragraphen gekennzeichneten Sinne zusammenwirken, wie das auch das Welken eines Blattes bei zu lebhafter Transpiration und die Wiederherstellung des turgescenten Zustandes bei relativ vermehrter Wasserzufuhr zeigt. Ebenso ist die Anfüllung wachsender Zellen mit wässeriger Flüssigkeit schon ein Beweis, dass osmotische Anziehungskraft die Ursache centripetaler Wasserbewegung wird. Wenn solche z. B. in submersen Pflanzen ohne Transpiration zu Stande kommt, kann sie auch ohne Wasseraufnahme von Aussen thätig sein, wenn in bestimmten Zellen die osmotische Anziehungskraft relativ gesteigert, und demgemäss anderen Zellen Wasser entrissen wird. So ist es u. a. bei Fettpflanzen, welche frei im Glascylinder aufgehangen sich monatelang halten können und neue Blätter entfalten, während die älteren einschrumpfen[1]. Ebenso entreisst ein austreibendes Auge einer frei liegenden Kartoffelknolle den Zellen dieser Wasser und bewirkt, dass von einem dem Triebe fernen Punkte aus die Knolle mehr und mehr einschrumpft, während der Trieb selbst straff erscheint[2]. Umgekehrt wird aber natürlich Wasser aus turgescenten Zellen herausgetrieben, wenn aus irgend welchen Ursachen die osmotische Kraft sinkt, wie das u. a. bei der Reizbewegung einer Mimosa der Fall ist, bei der die centrifugale Wasserbewegung sich durch die Fortpflanzung des Reizes von Gelenk zu Gelenk zu erkennen gibt.

Um gewelkte Zellen wieder straff zu machen und turgescente Zellen zum Welken zu bringen, muss in parenchymatischen Geweben das Wasser seinen Weg durch die Zellen oder innerhalb der Wandungen nehmen, und überhaupt ist es ja eine unerlässliche Bedingung, dass ein aus lebenden Zellen gebildetes Gewebe eine Fortbewegung von Wasser gestattet. Die Schnelligkeit aber, mit der sich das Wasser bewegt, ist von der Leitungsfähigkeit der entsprechenden Gewebe in hohem Grade abhängig, und der bevorzugten Leitungsfähigkeit in der Wandung verholzter Elementarorgane ist es wohl wesentlich zu verdanken, dass fast allein in dem Holzkörper der Bäume, Sträucher und auch krautigen Pflanzen das Wasser von den aufnehmenden Wurzeln zu den transpirirenden Blättern in der schon im vorigen Paragraphen gezeichneten Weise geschafft wird. Dass thatsächlich der Holzkörper die Fortschaffung von Wasser auf weite Strecken vermittelt, ist seit Hales durch mannigfache Experimente constatirt und ebenso hat die Erfahrung gezeigt, dass bei Anwendung von Druck das Wasser am leichtesten durch verholzte Gewebe filtrirt.

In dem Holzkörper muss die Wasserbewegung wesentlich innerhalb der Zellwandungen vor sich gehen, da auch da das zur Deckung des Transpirationsverlustes nothwendige Wasser im Holze sich bewegt, wo, wie z. B. bei den Coniferen, fast nur luftführende Tracheiden ein continuirliches Gewebesystem bilden[3].

---

1) Literaturangaben über dieses seit alter Zeit bekannte Experiment in De Candolle's Pflanzenphysiologie, übers. von Röper 1833, Bd. I, p. 176, und Treviranus, Physiologie 1835, Bd. I, p. 511.

2) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1861, I, p. 249.

3) Näheres bei de Bary, Anatomie 1877, p. 509.

Selbst wenn in einzelnen dieser Elemente neben Luft auch Wassertropfen sich einfinden, so bleibt doch immer nur die Bewegung in der Zellwand als der einzige zusammenhängende Weg übrig. In dem secundären Holz der Coniferen, welches keine Gefässe, sondern nur miteinander nicht offen communicirende Tracheiden besitzt, würde auch eine der Wandung adhärirende Wasserschicht immer wieder Zellwandungen durchwandern müssen, und zur Annahme, dass gerade eine solche Wasserbewegung besondere Bedeutung für den Wassertransport habe[1]), ist um so weniger Grund, als in wasserarmem Holze eine derartige Wasserschicht wohl sicher nicht besteht. Auch hat Wiesner[2]) durch freilich nicht ganz vorwurfsfreie Versuche gezeigt, dass eine Wasserbewegung auf der Fläche der Wandungen nicht von Bedeutung sein kann, indem Holzstücke, deren Gefässe mit Gummischleim oder mit Asphaltlack injicirt waren, gleichviel Wasser durch Transpiration verloren, wie gleiche Holzstücke, an denen diese Injektion nicht vorgenommen war.

Anderseits kann nicht bezweifelt werden, dass auch die verholzten Wandungen turgescenter Zellen in gleicher Weise wie die todter Elementarorgane gute Leitungswege für Wasser sind. Denn wenn das Holz neben den Gefässen aus nur lebenden Zellen aufgebaut ist (z. B. bei Cheiranthus Cheiri[3])), so wird wohl sicher nicht in den Gefässwandungen allein Wasser befördert werden. Ohne jede Bedeutung für die Wasserbewegung ist es freilich nicht, ob eine Zelle turgescent oder mit Luft erfüllt ist, welche, wie früher erörtert, in transpirirenden Pflanzen in Gefässen und wohl sicher auch in todten Zellen eine erhebliche negative Spannung besitzt. Ob die Leitungsfähigkeit selbst durch den gegen die Zellwandung ausgeübten osmotischen Druck[4]) oder durch irgend welche andere mit der Turgescenz gegebene Ursachen beeinflusst wird, ist eine noch nicht geprüfte, a priori aber nicht zu beantwortende Frage. Dagegen ist es für die ganze Oekonomie der Wasserbewegung und Wasserversorgung wichtig, dass auch todte Elementarorgane des Holzes vermöge der negativen Spannung der eingeschlossenen Luft wie Saugpumpen wirken und deshalb, wenn das Holz nicht zu wasserarm ist, eine gewisse Menge von Wasser in sich hineinreissen, das sie wieder verlieren, wenn die verholzten Wandungen stärkere Imbibitionskraft in Folge verminderten Wassergehaltes geltend machen. Durch diese nach äusseren Verhältnissen wechselnde Aufnahme und Abgabe von Wasser wirken die luftführenden Elemente des Holzes als Regulatoren bei der Wasserversorgung[5]), vielleicht in noch höherem Grade als turgescente Zellen, welchen das durch osmotische Kräfte gebundene Wasser zwar auch, doch nicht so leicht wie das in todten Elementen enthaltene Wasser entzogen werden kann.

Dass die Wasserbewegung in Stengeltheilen durch den Holzkörper vermittelt

---

1) Sachs, welcher diese Annahme machte (Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 591), hat dieselbe später (Ueber die Porosität des Holzes 1877, p. 5) selbst zurückgenommen.

2) Unters. üb. d. Bewegung d. Imbibitionswassers p. 5. Separatabz., aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I.

3) Vgl. de Bary, l. c. p. 510.

4) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 217.

5) Siehe auch Sachs, Arbeiten d. Botan. Institutes in Würzburg 1879, Bd. II, p. 317, u. Höhnel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 100.

wird, geht evident aus Experimenten hervor, wie sie seit Hales [1]) durch Duhamel [2]), Knight [3]), Cotta u. A. vielfach wiederholt wurden. Während nämlich die Blätter am Zweige einer Holzpflanze sich straff erhalten, wenn die Rinde so abgeschält und das Mark so entfernt wird, dass nur der Holzkörper in Berührung mit Wasser ist, tritt sehr bald Welken ein, wenn das Holz oberhalb der Schnittfläche weggenommen wird und nur die zurückbleibende Rinde in Wasser taucht. Zu gleichem Resultate führt es auch, wenn an Aesten, die in Verband mit der Mutterpflanze stehen, die Communication des Holzes, resp. der Rinde und des Markes, durch entsprechende Operationen unterbrochen wird. Jedenfalls ist also die Rinde höchstens fähig, den transpirirenden Organen eine sehr geringe Zufuhr von Wasser zu vermitteln, und nach Cotta [4]) sollen sogar abgeschnittene und frei an der Luft liegende Weidenzweige ebenso schnell welken als Zweige, deren stehen gebliebene Rinde eine Verbindung mit der Mutterpflanze unterhält. Es sind also auch die verholzten Bastzellen der Rinde zum Transport von Wasser nicht sehr befähigt, da obiges Resultat auch mit Pflanzen erhalten wird, in denen, wie z. B. in der Linde, der Bast sehr entwickelt ist.

Durch entsprechend angebrachte Unterbrechungen wurde bereits von den genannten Autoren nachgewiesen, dass Kernholz mit höherem Alter seine Leitungsfähigkeit einbüsst [5]), übrigens mässig altes Holz gut leitet, da nach Entfernung des Splintes ein Welken nicht eintritt. Auch zeigten schon Hales (p. 77) und Duhamel (p. 240), dass Wasser in einer der normalen entgegengesetzten Richtung gut geleitet wird, indem Zweige frisch blieben, wenn sie mit der abgeschnittenen Spitze in Wasser gestellt waren. Ebenso erhielt sich ein Baum frisch, dessen Stamm über dem Boden abgesägt wurde, nachdem ein Ast mit einem anderen Baum verwachsen war, obgleich auch hier das zugeführte Wasser innerhalb des Astes von der Spitze nach der Basis sich bewegen musste [6]). Ferner stellten die obengenannten und andere Forscher Experimente an, aus denen hervorgeht, dass ein Wassertheilchen sich nicht nur parallel mit der Längsachse des Stengels, sondern auch in schiefer Richtung zu bewegen vermag. Es wurde nämlich durch zwei, je bis über die Mitte des Stammes gehende und von zwei entgegengesetzten Seiten, übrigens in ungleicher Höhe angebrachte Einkerbungen die geradlinige Bewegung unmöglich gemacht, und da auch dann noch die transpirirenden Zweige mit Wasser versorgt wurden, so war damit die seitliche Bewegung von Wassertheilchen erwiesen. — Bei krautigen Dicotyledonen lässt sich in gleicher Weise durch Unterbrechungen der Holzkörper als die Bahn der Wasserbewegung im Stengel nachweisen, und schon dieserhalb dürfen wir demselben auch bei Monocotyledonen und überhaupt in Pflanzen die gleiche Bedeutung zuweisen, bei denen des anatomischen Baues halber derartige Experimente nicht wohl auszuführen sind. Auch ist es bemerkenswerth, dass submerse Pflanzen im Allgemeinen eine geringe Entwicklung verholzter Elemente besitzen.

Zur Ermittlung der Bahnen der Wasserbewegung (Saftbewegung) wurde seit Magnol (1709) und de la Baisse (1733) von sehr vielen Forschern das Aufsaugen farbiger Lösungen, oder späterhin auch solcher Stoffe verwandt, deren Verbreitung in der Pflanze durch ein Reagens leicht nachzuweisen war [7]). Indess kennzeichnet die Verbreitung von Farbstoffen nicht so unmittelbar die Wege, welche das Wasser nimmt, weil einmal das Wasser thatsächlich weit voraus eilen kann, und Farbstoffe da sich anhäufen, wo Zellwände dieselben

---

1) Statik der Gewächse, 1748, p. 76, 81.

2) Naturgeschichte der Bäume, 1765, Bd. 2, p. 234.

3) Philosophical Transactions, 1801, II, p. 357.

4) Naturbeobachtungen üb. d. Bewegung d. Saftes, 1806, p. 7.

5) Knight l. c. p. 349; Dutrochet, Mémoires Brüssel 1837, p. 192.

6) Versuche von Rauwenhof (Archives néerlandaises, 1868, Bd. III, p. 339), nach welchen bei Einpressen von Wasser dieses sich im Stamm schneller von der Basis gegen die Spitze bewegen soll, als in umgekehrter Richtung, bedürfen wohl noch spezieller Nachprüfung, um so mehr, da Unger (Weitere Untersuchungen über die Bewegung des Pflanzensaftes, 1868, p. 7, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 58, Abth. I) entweder keinen Unterschied, oder bald die acropetale, bald die basipetale Richtung bevorzugt fand.

7) Literatur vgl. Treviranus, Physiologie, Bd. I, p. 285. Sachs, Geschichte der Botanik, 1875, p. 522. — Vielfache derartige Versuche neueren Datums unterlasse ich anzuführen.

aufspeichern. Das thun nun gerade vielfach verholzte Elementarorgane, und so erklärt sich, warum Sachs[1] ausser den Holzzellen auch die vereinzelt im Mark liegenden Steinzellen von Annona ovata gefärbt fand, als er einen abgeschnittenen Zweig dieser Pflanze einige Tage in einer Lösung von schwefelsaurem Anilin hatte stehen lassen, während die Wandungen der anderen Markzellen, durch welche doch die gefärbte Lösung nothwendig den Weg nehmen musste, keine Färbung zeigten. Immerhin können diese Experimente mit Farbstoffen soviel demonstriren, dass in den Fibrovasalsträngen eine lebhafte Wasserbewegung vor sich geht. Stellt man nämlich zwei gleichartige Pflanzen mit ihren Schnittflächen in gefärbtes Wasser und verhindert man durch Ueberdecken mit einer feuchten Glocke bei einer Pflanze die Transpiration, so ist in dieser nach einigen Stunden der Farbstoff nur auf eine kleine Strecke eingedrungen, während derselbe in der transpirirenden Pflanze, in welcher er von der Wasserströmung mitgerissen wurde, weit hinauf im Stengel innerhalb der Gefässbündel verfolgt werden kann. Zur Demonstration eignen sich die durchsichtigen Stengel von Impatiens noli tangere, in denen bei Anwendung einer Lösung von Anilinblau das Vorrücken des Farbstoffes unmittelbar verfolgt werden kann. Ebenso kann man schön wahrnehmen, wie die Gefässbündel tingirt werden, wenn weisse Blüthen, z. B. von Lilium candidum, mit ihrem Stiele in die farbige Lösung gestellt werden, indem dann die Nerven der Blumenblätter nach einiger Zeit blau gefärbt hervortreten.

Filtration unter Druck. Zu analogen Resultaten führen auch Experimente, in denen vermittelst Drucks Wasser durch Stengeltheile gepresst wurde, d. h. die sehr bevorzugte Leitungsfähigkeit verholzter Elementarorgane macht sich hier dadurch geltend, dass das filtrirende Wasser aus dem Holzkörper allein oder fast auschliesslich hervorkommt. Uebrigens muss beachtet werden, dass derartige Filtrationsversuche nicht unter allen Umständen direkt mit den Erfolgen verglichen werden dürfen, welche bei Wasserbewegung durch saugende Wirkung erzielt werden, denn in jenen wird durch Gefässe und enge Capillaren gleichfalls Wasser gepresst, und auch bei Mangel von Gefässen hat doch die Füllung der Zellen mit Wasser Bedeutung für die Fortbewegung dieses. Derartige Filtrationsversuche sind vielfach, namentlich aber in kritischer Weise durch Sachs[2] angestellt worden, welcher vorzugsweise mit Nadelhölzern experimentirte, denen im secundären Holze Gefässe abgehen, und deren luftführende Tracheiden nicht offen miteinander communiciren. Insbesondere wurden Hölzer verwandt, welche, wie das der Weisstanne (Abies pectinata), im Holze keine Harzgänge besitzen. Das Wasser wurde in diesen Versuchen, wie auch in Experimenten anderer Forscher, einfach vermittelst Druck in die eine Querschnittsfläche eines ganzen Stengelstückes oder eines entsprechend hergestellten Holzcylinders getrieben, und der Ort des Hervortretens an der anderen Schnittfläche, resp. die Menge des hervortretenden Wassers durch Wägen oder Messen bestimmt.

Die von Sachs mit Taxus baccata und Abies pectinata ausgeführten Experimente (p. 299) ergaben übereinstimmend, dass bei Anwendung des Druckes einer Wassersäule von 160 cm Höhe nur das Splintholz, nicht aber das Kernholz und ebensowenig Mark und Markkrone Wasser durchliessen[3]. Dem entsprechend begann die Filtration, welche nach einiger Dauer des Versuches sehr abnahm, sogleich wieder lebhaft zu werden, wenn allein vom Splinte eine Lamelle abgetragen und somit eine frische Schnittfläche hergestellt wurde. Ferner wurden durch Anwendung von aufgeschwemmtem Zinnober die bei der Filtration thätigen Holzpartien ermittelt, indem dieser, ebenso wie auf einem Filter, da am reichlichsten abgesetzt wurde, wo am meisten Wasser in den Holzkörper drang.

Durch obige und andere Hülfsmittel wurde auch festgestellt, dass durch das Frühjahrsholz der Nadelhölzer Wasser leicht filtrirt, das Herbstholz aber nur in geringem Grade

1) Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg, 1878, Bd. II, p. 150.

2) Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 285. Vorläufige Mittheilung: Ueber die Porosität des Holzes, 1877. Separatabz. aus d. Verhdlg. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg.

3) Für Pinus sylvestris und für verschiedene Laubhölzer wurde die geringe Leitungsfähigkeit des Kernholzes constatirt von Dassen (Froriep's neue Notizen u. s. w., N. F. 1846, Bd. 39, p. 149).

durchlässig ist. Eine geringere Permeabilität des Herbstholzes nahm übrigens schon Unger[1]) auf Grund von Experimenten mit Laubhölzern an. Dieser Forscher brachte auf die Schnittfläche eine erwärmte Mischung aus Wachs und Terpentin, und nachdem diese einige Linien weit in die Gefässe eingedrungen und erkaltet war, wurde, um die Zellwandungen zu entblössen, eine dünne Scheibe abgetragen. Als nun Wasser durch eine Wassersäule von 1 bis 2 Fuss eingepresst wurde, kam dieses zuerst aus den jüngeren, an das Mark grenzenden Holzpartien zum Vorschein. Die auch bei centripetaler Wasserbewegung bessere Leitungsfähigkeit des Frühlingsholzes geht aus Experimenten Wiesner's[2]) hervor. Dieser schnitt gleiche Würfel aus demselben Fichtenholz, verklebte alle Flächen dieser Würfel bis auf die Querschnittsfläche mit leicht schmelzbarem Siegellack und überzog nun an der freien Fläche eines der Würfel möglichst alles Frühlingsholz, am anderen möglichst alles Herbstholz mit Asphaltlack. Wie dann durch Wägung bestimmt wurde, verlor unter gleichen Bedingungen derjenige Würfel am wenigsten Wasser durch Transpiration, an welchem das Herbstholz mit Asphaltlack bedeckt war. Ebenso vermochte Wiesner (p. 34) durch das schnellere Aufsteigen von Lithionlösung die bessere Leitungsfähigkeit des Frühlingsholzes zu ermitteln.

Nach den mitgetheilten Versuchen sind also die Elemente des Holzkörpers durchaus nicht alle gleich gut zur Fortbewegung von Wasser geeignet, und vermuthlich gilt dieses nicht nur für Tracheiden und Zellen, sondern auch für Gefässe, von denen es nicht direkt ermittelt ist, in wie weit ihre Wandungen bezüglich der Leitungsfähigkeit sich analog verhalten. Die Erfahrungen über das Kernholz lehren auch, dass mit dem Alter die Leitungsfähigkeit sich ändert, und ebenso nimmt diese ziemlich schnell beim Filtriren von Wasser an Schnittflächen ab. Schon Hales[3]), Brücke[4]) u. A. erkannten, dass die Abnahme des Wasserausflusses beim Bluten von einer verminderten Leitungsfähigkeit herrührt, und constatirten, dass diese zunächst an und in der Nähe der Schnittfläche sich geltend macht, indem das Hinwegschneiden eines einige Centimeter langen Stückes genügte, um wieder einen lebhaften Ausfluss zu erzeugen. Eben dieses trifft bei Filtration zu[5]), und die Beschleunigung dieser Abnahme durch trübes Wasser zeigt zur Genüge, dass es sich hier um ähnliche Verstopfungen handelt, wie sie jedes Filter darbietet. Auch bei Anwendung des reinsten Wassers tritt Verstopfung ein, weil einmal schleimige und andere Stoffe aus dem Holze austreten und bald Bacterien sich einfinden[6]). Uebrigens erklärt sich die anfangs zuweilen etwas gesteigerte Filtration nach Höhnel (p. 309) durch die Injektion zuvor luftführender Räume mit Wasser. Als Beispiel sei hier ein Versuch von Sachs (l. c. p. 300) angeführt, welcher mit einem cylindrischen Stammstück von Taxus baccata angestellt wurde, das 70 mm lang war und einen Durchmesser von 29 mm hatte. Unter dem Drucke einer Wassersäule von 160 cm filtrirten in den 4 ersten Stunden pro Stunde 16,2 ccm, in den folgenden 5 Stunden pro Stunde 10 ccm und in weiteren 14 Stunden im Mittel 2,9 ccm. Nachdem dann an der Eintrittsstelle des Wassers eine Querscheibe von ungefähr 0,5 mm Dicke weggeschnitten war, betrug das Filtrat in der ersten Stunde 31,5 ccm, um weiterhin wieder schnell abzunehmen. — Wie auch das Austrocknen von holzigen Pflanzentheilen die Leitungsfähigkeit sehr vermindert, wurde von Dassen (l. c. p. 150) u. A. festgestellt, und fernerhin werden wir noch kennen lernen, dass bei krautigen Pflanzen schon eine momentane Berührung des Querschnittes mit Luft ausreicht, um die Wasseraufnahme sehr herabzudrücken.

Die hohe Leitungsfähigkeit für Wasser ist eine spezifische Eigenschaft verholzter Zellwandungen. Es geht dieses aus dem Mitgetheilten im Verein mit der Thatsache hervor, dass die Zellwandungen vielfach in unzweifelhafter Weise die Wege für die

1) Weitere Unters. üb. d. Bewegung des Pflanzensaftes, 1868, p. 16. Separatabz. aus Sitzungsber. d. Wiener Akad. 12. Nov. 1868, Bd. 58, Abth. I. — Nach Unger filtrirte auch Wasser ziemlich reichlich aus den Bastzellen, doch bedarf dieses wohl kritischer Prüfung, da selbst an Bastzellen reiche Rinde einen transpirirenden Zweig nicht mit Wasser zu versorgen vermag.

2) Unters. üb. d. Bewegung des Imbibitionswassers im Holze, 1875, p. 31. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. (15. Juli 1875), Bd. 72, Abth. I.

3) Statik d. Gewächse, 1748, p. 71.

4) Annal. d. Physik u. Chemie, 1844, Bd. 63, p. 187.

5) Vgl. z. B. Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. 2, p. 300. Horvath, Beiträge zur Lehre v. d. Wurzelkraft, 1879, p. 16, 35 u. a.

6) Höhnel, Bot. Ztg., 1879, p. 302.

Wasserbewegung sind. Die bedeutende Leitungsfähigkeit ist indess nicht schlechthin an die Verholzung gekettet, da ja Herbstholzzellen viel weniger gut zum Transport von Wasser geeignet sind, und Holzwandungen die Durchlässigkeit mit dem Alter einbüssen. So sind wir denn in der That nicht im Stande, gerade die spezifische Qualität der Zusammensetzung und des molekularen Aufbaues anzugeben, welche die Leitungsfähigkeit der Wandung bedingt. So viel lässt sich indess sagen, dass keineswegs eine höhere Quellungsfähigkeit auch eine höhere Leitungsfähigkeit mit sich bringt. Denn gerade die Holzwandungen nehmen relativ wenig Wasser auf (nach Sachs etwa die Hälfte ihres Volumens), während u. a. die sehr quellungsfähigen Stämme von Laminaria das Wasser sehr schlecht leiten, so dass in Luft ragende Theile austrocknen und in trockenem Zustand in Wasser eingestellte Laminaria selbst unmittelbar über dem Wasserspiegel kaum oder gar nicht quillt (Sachs l. c. p. 345); auch sind die relativ quellungsfähigeren Wandungen des Collenchyms thatsächlich zur Fortbewegung von Wasser nicht sehr geeignet. Unter solchen Umständen lässt sich auch nicht sagen, ob etwa die gallertartige Schicht, welche ziemlich häufig die Innenwandung der Holzfasern bildet[1]), das Wasser leicht oder schwierig leitet. Unmöglich ist es natürlich nicht, dass gelegentlich auch unverholzte Zellwandungen Wasser gut leiten. Möglich, dass solches in den in dieser Beziehung nicht genügend untersuchten reizbaren Staubfäden von Berberis vorkommt[2]).

Leitungsfähigkeit in verschiedener Richtung. Die vorhin erwähnten Versuche mit zwei von entgegengesetzter Seite aus angebrachten Einkerbungen zeigen, dass die Holzzellwand auch in querer Richtung reichlich Wasser zu leiten vermag. Immerhin scheinen nach verschiedenen Beobachtungen längsgestreckte Elementarorgane in longitudinaler Richtung, also in der Richtung, nach welcher die Quellung am geringsten ist, leitungsfähiger zu sein, als in transversaler Richtung. Indess sind die bezüglichen Experimente nicht so maassgebend, dass man bereits, wie Wiesner[3]) thut, diese bevorzugte Leitung in Richtung der Längsachse als allgemeines Gesetz aussprechen darf, und ebenso ist noch nichts darüber zu sagen, ob etwa die Länge der Elementarorgane deshalb von Bedeutung ist, weil ein Wassertheilchen jetzt seltener, um gleiche Weglängen zurückzulegen, aus der Wandung einer Zelle in die Wandung einer anderen Zelle übergehen muss. Die Versuche, nach welchen auf bevorzugte Leitung in der Längsrichtung zu schliessen ist, sind sämmtlich mit Holzmassen angestellt und eben deshalb nicht einwurfsfrei, wenn es sich um Schlüsse auf die Zellwand handelt. Ich erinnere nur daran, dass die Markstrahlen bedeutungsvoll eingreifen können und die Fortbewegung vom Centrum des Stammes nach dessen Peripherie durch die schwer permeablen Lagen von Herbstholz gehemmt werden muss.

Versuche über die Leitungsfähigkeit von Hölzern nach verschiedenen Richtungen wurden bereits von Nördlinger und in jüngerer Zeit von Wiesner[4]) ausgeführt, welcher gleichfalls aus der von einer Fläche verdampfenden Wassermenge auf die Leitungsfähigkeit schloss. Ich beschränke mich hier darauf, das Resultat mitzutheilen, welches Wiesner erhielt, als er Holzwürfel bis auf die Fläche, deren Transpiration bestimmt werden sollte, mit Klebwachs oder leicht schmelzbarem Siegellack umgab. Bei allen Hölzern war, entsprechend einer geförderten Leitung in der Längsrichtung des Stammes, der Wasserverlust am grössten, wenn die freigebliebene Fläche eine Querschnittsfläche (Hirnfläche) war. Bezüglich der Tangentialfläche (Wölbfläche) und Radialfläche (Spiegelfläche) verhielten sich die Holzarten verschieden, indem die gewonnenen Resultate für einige eine leichtere Wasserbewegung in radialer, für andere in tangentialer Richtung anzeigten. Gleiche Resultate wurden von Wiesner auch erhalten, als ein Holzwürfel gleichzeitig nach allen drei Richtungen Wasser abzugeben hatte, das in den fraglichen Experimenten für jede Fläche gesondert durch Chlorcalcium aufgenommen und dem Gewichte nach bestimmt wurde. Die Versuche Wiesner's ergeben ferner, dass mit sinkendem Wassergehalt die Transpiration an der Hirnfläche relativ am meisten abnimmt, so dass diese Fläche in wasserarmem Holz weniger als Wölbfläche oder Spiegelfläche verdampft.

---

1) De Bary, Anatomie, 1877, p. 497. 2) Vgl. Pfeffer, Physiolog. Unters., 1873, p. 158.
3) Untersuch. üb. d. Bewegung des Imbibitionswassers u. s. w., 1875, p. 26 u. 36. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., 1875, Bd. 72, Abth. I.
4) Ebenda p. 10.

Bei Versuchen, in denen Wasser unter Druck filtrirt wurde, fand Sachs[1]), dass Nadelhölzer insbesondere in radialer Richtung wenig Wasser durchlassen. Einmal und wesentlich ist dieses durch die geringe Leitungsfähigkeit der Herbstholzlagen bedingt, und zweifellos würden ohne Existenz der Markstrahlen die gewonnenen Werthe noch geringer ausgefallen sein. Ferner erleichtern offenbar die nur nach der Radialfläche hin vorhandenen Tüpfel, vermöge der sie verschliessenden dünnen Wandung, die Filtration in dieser und auch in longitudinaler Richtung.

Vermöge der schlechten Leitungsfähigkeit des Herbstholzes wird thatsächlich die Fortschaffung des Wassers in jeder einzelnen Lage Frühlingsholz ziemlich unabhängig vor sich gehen. Der Verkehr zwischen dem Frühlingsholz benachbarter Jahresringe würde noch mehr gehemmt sein, wenn nicht eine gewisse Communication die Markstrahlen herstellten, welche nach Wiesner in radialer Richtung Wasser am besten fortleiten sollen. Ebenso ist auch die Ueberführung von Wasser aus dem Holzkörper in die Rinde dann erleichtert, wenn gerade eine Lage Frühlingsholz an das Cambium angrenzt. Derartige mehr oder weniger weitgehende Einengungen einer Wasserbewegung in eine bestimmte Bahn sind übrigens durch weniger leitungsfähige Parenchymlagen, Korkschichten, verkorkte Endodermis und andere Verhältnisse in mannigfach verschiedener Weise in jeder Pflanze gegeben. Um die in einer bestimmten Pflanze sich abspielende Wasserbewegung auf ihre Ursachen zurückzuführen, müssten natürlich immer auch diese Verhältnisse mit in Betracht gezogen werden.

In jedem Falle ist soviel gewiss, dass nur vermöge der grossen Leitungsfähigkeit verholzter Elemente die innerhalb des Stammes auf enge Bahn eingeengte Wassermenge zu passiren vermag, welche eine belaubte Landpflanze bedarf, und dass ohne diese gute Leitungsfähigkeit unvermeidlich die Pflanze welken und zu Grunde gehen würde, trotz der mit dem Wasserverlust sich immer steigernden gewaltigen Betriebskraft, welche in Imbibition der Wandungen und in den osmotischen Leistungen der Zellinhalte gegeben ist. Diese Leitungsfähigkeit geeigneter verholzter Elemente ist in der That sehr gross, wie schon aus den mitgetheilten Thatsachen und ferner aus einem von Sachs[2]) angegebenen Versuche hervorgeht. Wird auf die obere Querschnittsfläche eines vertikal gehaltenen Holzcylinders ein Wassertropfen gesetzt, so wird dieser sogleich eingesogen und unmittelbar darauf tritt aus der abwärts gekehrten Schnittfläche ein Wassertropfen hervor, auch wenn ein Stammstück von 1 m Länge zum Versuche genommen wurde; beim Umkehren des Cylinders wiederholt sich sogleich dieses Phänomen. Damit dieser Versuch gelingt, muss das Holz nicht wasserarm sein, doch ist bemerkenswerth, dass dieses Experiment schon mit unvollkommen gesättigtem Holz gelingt.

Wenn Nägeli und Schwendener[3]) Imbibition und osmotische Wirkung für unzureichend halten, um die genügende Menge Wasser in eine Pflanze zu schaffen, so kann man ihre Argumentation schon deshalb nicht gelten lassen, weil sie auf Capillarsysteme basirt ist, wie sie in der Pflanze nicht gegeben sind. Uebrigens ist im vorigen Paragraphen auseinandergesetzt, dass es unter den gegebenen Verhältnissen Betriebskräfte von übermässiger Intensität nicht bedarf, um mit Hülfe des so vortrefflich leitungsfähigen Holzkörpers die Wasserversorgung zu vermitteln. Wenn auch den im Organismus gebotenen Verhältnissen nicht völlig Rechnung getragen wird, so kann doch immerhin für den Anfänger zur Demonstration, wie Transpiration das Nachsaugen vermittelt, ein Gypspfropf dienen, in welchen der eine Schenkel eines U-Rohres, etwa wie der Stiel eines Agaricus in den Hut, eingelassen ist, während das Fallen des Wassers im anderen Schenkel den Wasserverbrauch in dem zuvor wassergesättigten Gypspfropf anzeigt.

---

1) Arbeiten d. Botan. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. 2, p. 298. — Solche Filtrationsversuche sind auch angestellt von Unger (Weitere Untersuch. üb. d. Bewegung des Pflanzensaftes, 1868, p. 8. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 58, Abth. I) und Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 385.

2) Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. II, p. 303.

3) Mikroskop, 1877, II. Aufl., p. 369 u. 378.

Wasserbewegung sind. Die bedeutende Leitungsfähigkeit ist indess nicht schlechthin an die Verholzung gekettet, da ja Herbstholzzellen viel weniger gut zum Transport von Wasser geeignet sind, und Holzwandungen die Durchlässigkeit mit dem Alter einbüssen. So sind wir denn in der That nicht im Stande, gerade die spezifische Qualität der Zusammensetzung und des molekularen Aufbaues anzugeben, welche die Leitungsfähigkeit der Wandung bedingt. So viel lässt sich indess sagen, dass keineswegs eine höhere Quellungsfähigkeit auch eine höhere Leitungsfähigkeit mit sich bringt. Denn gerade die Holzwandungen nehmen relativ wenig Wasser auf (nach Sachs etwa die Hälfte ihres Volumens), während u. a. die sehr quellungsfähigen Stämme von Laminaria das Wasser sehr schlecht leiten, so dass in Luft ragende Theile austrocknen und in trockenem Zustand in Wasser eingestellte Laminaria selbst unmittelbar über dem Wasserspiegel kaum oder gar nicht quillt (Sachs l. c. p. 345); auch sind die relativ quellungsfähigeren Wandungen des Collenchyms thatsächlich zur Fortbewegung von Wasser nicht sehr geeignet. Unter solchen Umständen lässt sich auch nicht sagen, ob etwa die gallertartige Schicht, welche ziemlich häufig die Innenwandung der Holzfasern bildet[1]), das Wasser leicht oder schwierig leitet. Unmöglich ist es natürlich nicht, dass gelegentlich auch unverholzte Zellwandungen Wasser gut leiten. Möglich, dass solches in den in dieser Beziehung nicht genügend untersuchten reizbaren Staubfäden von Berberis vorkommt[2]).

Leitungsfähigkeit in verschiedener Richtung. Die vorhin erwähnten Versuche mit zwei von entgegengesetzter Seite aus angebrachten Einkerbungen zeigen, dass die Holzzellwand auch in querer Richtung reichlich Wasser zu leiten vermag. Immerhin scheinen nach verschiedenen Beobachtungen längsgestreckte Elementarorgane in longitudinaler Richtung, also in der Richtung, nach welcher die Quellung am geringsten ist, leitungsfähiger zu sein, als in transversaler Richtung. Indess sind die bezüglichen Experimente nicht so maassgebend, dass man bereits, wie Wiesner[3]) thut, diese bevorzugte Leitung in Richtung der Längsachse als allgemeines Gesetz aussprechen darf, und ebenso ist noch nichts darüber zu sagen, ob etwa die Länge der Elementarorgane deshalb von Bedeutung ist, weil ein Wassertheilchen jetzt seltener, um gleiche Weglängen zurückzulegen, aus der Wandung einer Zelle in die Wandung einer anderen Zelle übergehen muss. Die Versuche, nach welchen auf bevorzugte Leitung in der Längsrichtung zu schliessen ist, sind sämmtlich mit Holzmassen angestellt und eben deshalb nicht einwurfsfrei, wenn es sich um Schlüsse auf die Zellwand handelt. Ich erinnere nur daran, dass die Markstrahlen bedeutungsvoll eingreifen können und die Fortbewegung vom Centrum des Stammes nach dessen Peripherie durch die schwer permeablen Lagen von Herbstholz gehemmt werden muss.

Versuche über die Leitungsfähigkeit von Hölzern nach verschiedenen Richtungen wurden bereits von Nördlinger und in jüngerer Zeit von Wiesner[4]) ausgeführt, welcher gleichfalls aus der von einer Fläche verdampfenden Wassermenge auf die Leitungsfähigkeit schloss. Ich beschränke mich hier darauf, das Resultat mitzutheilen, welches Wiesner erhielt, als er Holzwürfel bis auf die Fläche, deren Transpiration bestimmt werden sollte, mit Klebwachs oder leicht schmelzbarem Siegellack umgab. Bei allen Hölzern war, entsprechend einer geförderten Leitung in der Längsrichtung des Stammes, der Wasserverlust am grössten, wenn die freigebliebene Fläche eine Querschnittsfläche (Hirnfläche) war. Bezüglich der Tangentialfläche (Wölbfläche) und Radialfläche (Spiegelfläche) verhielten sich die Holzarten verschieden, indem die gewonnenen Resultate für einige eine leichtere Wasserbewegung in radialer, für andere in tangentialer Richtung anzeigten. Gleiche Resultate wurden von Wiesner auch erhalten, als ein Holzwürfel gleichzeitig nach allen drei Richtungen Wasser abzugeben hatte, das in den fraglichen Experimenten für jede Fläche gesondert durch Chlorcalcium aufgenommen und dem Gewichte nach bestimmt wurde. Die Versuche Wiesner's ergeben ferner, dass mit sinkendem Wassergehalt die Transpiration an der Hirnfläche relativ am meisten abnimmt, so dass diese Fläche in wasserarmem Holz weniger als Wölbfläche oder Spiegelfläche verdampft.

---

1) De Bary, Anatomie, 1877, p. 497. 2) Vgl. Pfeffer, Physiolog. Unters., 1873, p. 158.

3) Untersuch. üb. d. Bewegung des Imbibitionswassers u. s. w., 1875, p. 26 u. 36. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., 1875, Bd. 72, Abth. I.

4) Ebenda p. 10.

Bei Versuchen, in denen Wasser unter Druck filtrirt wurde, fand Sachs[1]), dass Nadelhölzer insbesondere in radialer Richtung wenig Wasser durchlassen. Einmal und wesentlich ist dieses durch die geringe Leitungsfähigkeit der Herbstholzlagen bedingt, und zweifellos würden ohne Existenz der Markstrahlen die gewonnenen Werthe noch geringer ausgefallen sein. Ferner erleichtern offenbar die nur nach der Radialfläche hin vorhandenen Tüpfel, vermöge der sie verschliessenden dünnen Wandung, die Filtration in dieser und auch in longitudinaler Richtung.

Vermöge der schlechten Leitungsfähigkeit des Herbstholzes wird thatsächlich die Fortschaffung des Wassers in jeder einzelnen Lage Frühlingsholz ziemlich unabhängig vor sich gehen. Der Verkehr zwischen dem Frühlingsholz benachbarter Jahresringe würde noch mehr gehemmt sein, wenn nicht eine gewisse Communication die Markstrahlen herstellten, welche nach Wiesner in radialer Richtung Wasser am besten fortleiten sollen. Ebenso ist auch die Ueberführung von Wasser aus dem Holzkörper in die Rinde dann erleichtert, wenn gerade eine Lage Frühlingsholz an das Cambium angrenzt. Derartige mehr oder weniger weitgehende Einengungen einer Wasserbewegung in eine bestimmte Bahn sind übrigens durch weniger leitungsfähige Parenchymlagen, Korkschichten, verkorkte Endodermis und andere Verhältnisse in mannigfach verschiedener Weise in jeder Pflanze gegeben. Um die in einer bestimmten Pflanze sich abspielende Wasserbewegung auf ihre Ursachen zurückzuführen, müssten natürlich immer auch diese Verhältnisse mit in Betracht gezogen werden.

In jedem Falle ist soviel gewiss, dass nur vermöge der grossen Leitungsfähigkeit verholzter Elemente die innerhalb des Stammes auf enge Bahn eingeengte Wassermenge zu passiren vermag, welche eine belaubte Landpflanze bedarf, und dass ohne diese gute Leitungsfähigkeit unvermeidlich die Pflanze welken und zu Grunde gehen würde, trotz der mit dem Wasserverlust sich immer steigernden gewaltigen Betriebskraft, welche in Imbibition der Wandungen und in den osmotischen Leistungen der Zellinhalte gegeben ist. Diese Leitungsfähigkeit geeigneter verholzter Elemente ist in der That sehr gross, wie schon aus den mitgetheilten Thatsachen und ferner aus einem von Sachs[2]) angegebenen Versuche hervorgeht. Wird auf die obere Querschnittsfläche eines vertikal gehaltenen Holzcylinders ein Wassertropfen gesetzt, so wird dieser sogleich eingesogen und unmittelbar darauf tritt aus der abwärts gekehrten Schnittfläche ein Wassertropfen hervor, auch wenn ein Stammstück von 1 m Länge zum Versuche genommen wurde; beim Umkehren des Cylinders wiederholt sich sogleich dieses Phänomen. Damit dieser Versuch gelingt, muss das Holz nicht wasserarm sein, doch ist bemerkenswerth, dass dieses Experiment schon mit unvollkommen gesättigtem Holz gelingt.

Wenn Nägeli und Schwendener[3]) Imbibition und osmotische Wirkung für unzureichend halten, um die genügende Menge Wasser in eine Pflanze zu schaffen, so kann man ihre Argumentation schon deshalb nicht gelten lassen, weil sie auf Capillarsysteme basirt ist, wie sie in der Pflanze nicht gegeben sind. Uebrigens ist im vorigen Paragraphen auseinandergesetzt, dass es unter den gegebenen Verhältnissen Betriebskräfte von übermässiger Intensität nicht bedarf, um mit Hülfe des so vortrefflich leitungsfähigen Holzkörpers die Wasserversorgung zu vermitteln. Wenn auch den im Organismus gebotenen Verhältnissen nicht völlig Rechnung getragen wird, so kann doch immerhin für den Anfänger zur Demonstration, wie Transpiration das Nachsaugen vermittelt, ein Gypspfropf dienen, in welchen der eine Schenkel eines U-Rohres, etwa wie der Stiel eines Agaricus in den Hut, eingelassen ist, während das Fallen des Wassers im anderen Schenkel den Wasserverbrauch in dem zuvor wassergesättigten Gypspfropf anzeigt.

---

1) Arbeiten d. Botan. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. 2, p. 298. — Solche Filtrationsversuche sind auch angestellt von Unger (Weitere Untersuch. üb. d. Bewegung des Pflanzensaftes, 1868, p. 8. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 58, Abth. I) und Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 385.

2) Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. II, p. 303.

3) Mikroskop, 1877, II. Aufl., p. 369 u. 378.

Eine von Böhm[1]) mehrfach ausgesprochene Annahme, die Wasserbewegung werde durch Elastizität der Zellwände und durch Luftdruck vermittelt, ist mir aus den Darstellungen dieses Autors mechanisch nicht recht klar geworden. Vielleicht kommt die Sache im Wesentlichen darauf hinaus, dass eine wie eine Pumpkraft wirkende Luftverdünnung in Elementarorganen des Holzes die treibende Kraft sein soll. Ueber die Bedeutung dieser Luftverdünnung haben wir früher gesprochen, und es wird leicht einzusehen sein, dass diese allein nicht im Stande ist, die Wasserversorgung zu vermitteln und überhaupt selbst erst eine secundäre, von den in Imbibition gegebenen Kräften abhängige Ursache vorstellt.

Schnelligkeit der Wasserbewegung.

§ 22. Die Schnelligkeit, mit der sich ein Wassertheilchen in der transpirirenden Pflanze fortbewegt, ist von sehr verschiedenen Umständen abhängig, unter denen die Leitungsfähigkeit der Zellwandungen, resp. der Zellen, und die Grösse der Betriebskraft eine hervorragende Rolle spielen, so dass auch alle die Einflüsse, welche auf diese Faktoren influiren, in der Bewegungsschnelligkeit der Wassertheilchen zur Geltung kommen. Wie die Leitungsfähigkeit verschieden ist, dem entsprechend auch die Elementarorgane eines Pflanzenkörpers an der Wasserbewegung in ganz ungleichem Grade betheiligt sind, ist im vorigen Paragraphen mitgetheilt, und dass mit sinkender Betriebskraft die Wasserbewegung verlangsamt wird, ist an sich selbstverständlich. Da nun die Ursache der Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen von Anziehungskräften in Zellwand und Zellinhalt abhängt, welche durch die Entreissung verdampfender Wassertheilchen erzeugt und unterhalten werden, so wird unter sonst gleichen Umständen die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Wasserbewegung im Allgemeinen mit der Transpiration steigen und fallen.

Ein gegebenes Wassertheilchen dürfte zumeist nicht die gleiche Bewegungsschnelligkeit von der Wurzel bis zu einem Blatte einhalten, denn der Regel nach wird es nicht dauernd in Elementarorganen gleicher Leitungsfähigkeit fortbewegt, und ausserdem ist die Querschnittsfläche der leitenden Zonen wohl sicher nicht überall derselbe, selbst wenn wir nur die Fibrovasalstränge ins Auge fassen. Die Holzmasse in einem Hauptstamme ist zwar, auf den Querschnitt bezogen, geringer, als die vereinten Holzmassen aller Aeste eines Baumes, doch dürfen wir deshalb nur mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die zur Fortschaffung des Wassers dienende Bahn im Stamme eingeengt, und deshalb die Bewegungsschnelligkeit hier am ansehnlichsten ist. Denn thatsächlich sind nicht alle Holzpartien für die Fortbewegung des Wassers von wesentlicher Bedeutung, und es ist unbekannt, in welchem Verhältniss im Stamme, resp. in den Aesten, leitende und nicht leitende Elemente vereint sind[2]).

Dass in einer lebhaft transpirirenden Pflanze die Bewegungsschnelligkeit des Wassers eine sehr ansehnliche sein muss, ergibt sich ohne weiteres aus der Erwägung, dass durch Vereinigung der wesentlich leitungsfähigen Wandungs-

---

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad., 1863, Bd. 48, p. 10, u. 1864, Bd. 50, p. 525; Versuchsstat., 1877, Bd. 20, p. 357.

2) Dassen (Frorieps neue Notizen 1846, Bd. 39, p. 150) schliesst aus einer Anzahl Versuchen, das Holz des Stammes lasse unter Druck Wasser schwieriger filtriren als das Holz der Zweige; indess sind diese Versuche nicht mit genügender Kritik angestellt, um sie als beweiskräftig ansehen zu dürfen.

massen ein Cylinder von immerhin nicht ansehnlichem Durchmesser entsteht, in welchem die zur Deckung des Transpirationsverlustes nachströmenden Wassermengen ihren Weg zu nehmen haben. So mussten u. a. die $1\frac{7}{8}$ Pfd. (0,865 Kilo) Wasser, welche in einem von Hales angestellten Versuche während 12 Stunden von den oberirdischen Theilen einer Sonnenrose verdampft wurden, vorwiegend durch die bei dieser Pflanze nicht ansehnliche Holzmasse des unteren Stammtheiles ihren Weg nehmen. Uebrigens vermag diese schon von Hales[1] angestellte Betrachtung keine brauchbaren Werthe für die Bewegungsschnelligkeit des Wassers zu liefern, weil eben der Querschnitt der für Fortbewegung in Betracht kommenden Elemente nicht bekannt ist, und selbst wenn dieses der Fall wäre, würde der sich ergebende Mittelwerth von der maximalen Geschwindigkeit weit abweichen können. Die maximale Schnelligkeit, welche die in dem Holzkörper einer transpirirenden Pflanze forteilenden Wassertheilchen annehmen können, ist sicher überhaupt noch nicht ermittelt. Doch ist nach Experimenten mit Lithionlösung, von denen unten weiter berichtet wird, soviel gewiss, dass bei lebhafter Wasserverdampfung in einer Minute eine Strecke von 3,43 cm und sicher oft eine grössere Strecke durchlaufen werden kann. Wir haben hier natürlich immer nur die Fortbewegung eines bestimmten Wassertheilchens, nicht aber die Fortpflanzung einer Wasserbewegung im Auge, welche weit vorauseilen kann, so gut wie aus dem einen Ende eines gefüllten Rohres sogleich Wasser ausfliesst, wenn in das andere Ende Wasser gepresst wird, obgleich es Zeit bedarf, bis die neu eingetretenen Wassertheilchen das ganze Rohr durchlaufen. Die in den gut leitenden Elementen übrigens sehr schnelle Fortpflanzung der Wasserbewegung ergibt sich aus den im vorigen Paragraphen erwähnten Versuchen, in denen, selbst aus 1 m langen Holzcylindern, sogleich Wasser aus der unteren Schnittfläche hervortritt, wenn auf die obere Schnittfläche ein Wassertropfen gesetzt wird. Eine schnelle Fortpflanzung der Wasserbewegung zeigt auch die durch solche vermittelte Fortpflanzung des Reizes bei Mimosa pudica an, indem, nach dem Fortschreiten der Reizbewegung von einem Fiederblättchen zum andern zu urtheilen, die Wasserbewegung in 1 Secunde bis zu 15 mm, in 1 Stunde also bis 54 m vorrücken kann[2].

Schon seit alter Zeit wurden Farbstoffe benutzt (§ 21), um aus deren Vertheilung die Bahnen der Wasserbewegung zu ermitteln, und bei Unger[3], sowie bei Rauwenhoff[4] fand auch das an sich nicht färbende, aber mit Eisensalz leicht nachzuweisende Ferrocyankalium Verwendung. Um aber die Schnelligkeit der Wasserbewegung nach dem Vordringen eines gelösten Körpers beurtheilen zu können, sind alle Körper nicht geeignet, welche in Zellwandungen aufgespeichert werden, da diesen unvermeidlich das Wasser vorauseilt, wie auch leicht zu sehen ist, wenn ein Streifen Fliesspapier zwischen zwei Glasplatten eingeklemmt und etwa in eine Lösung von Anilinblau oder Carmin mit einem Ende eingetaucht wird. In einem solchen Experimente steigen dagegen gelöste Krystalloidkörper, sofern sie nicht fixirt werden, so schnell wie das Wasser auf, und hiernach ist anzunehmen, dass solche Körper, die

1) Statik der Gewächse 1748, p. 3 u. 10, vgl. auch Sachs, Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 153.

2) Dutrochet, Rech. anatom. et physiolog. 1824, p. 80. — Vgl. Pfeffer, Jahrb. für wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 324.

3) Weitere Untersuchungen über die Bewegung d. Pflanzensaftes 1868, p. 11. Separatabzug aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 58, Abth. I.

4) Archives néerland. d. scienc. exactes et naturell. 1868, Bd. III, p. 341.

zudem in Zellwandungen leicht eindringen, in der Pflanze ungefähr mit gleicher Schnelligkeit wie das lösende Wasser fortrücken[1]. Ist diese Annahme nicht ohne jeden Einwand, und wird insbesondere da, wo Wassertheilchen durch lebendige Zellen gehen, ein solcher gelöster Körper unter Umständen überhaupt nicht folgen können, so werden doch bei der Art und Weise der Fortbewegung des Wassers die Krystalloide annähernd so schnell wie dieses sich verbreiten und jedenfalls anzeigen, mit welcher Schnelligkeit mindestens Wassertheilchen in der Pflanze sich bewegten. Zu solchen Experimenten wurden von W. R. Mac Nab[2] und ferner von Pfitzer[3] Salze des spektroskopisch schon in sehr kleinen Mengen nachweisbaren Lithions angewandt, indess erst von Sachs (l. c.) wurden diese Versuche, mit Vermeidung von anderweitigen Fehlerquellen, so ausgeführt, dass aus dem Aufsteigen des Lithions auf die wirkliche Schnelligkeit der Wasserbewegung in einer transpirirenden Pflanze geschlossen werden konnte.

Sachs experimentirte mit unverletzten Pflanzen, deren Wurzeln sich im Wasser oder im Boden befanden. Nachdem die Topfpflanzen unbegossen während 1—2 Tagen an einem Südfenster gestanden hatten, wurde die dann ziemlich trockene Erde mit einer 1—3proc. Lösung von Lithiumnitrat bis zur Sättigung begossen. Die Pflanzen blieben dann einige Zeit, gewöhnlich 1 Stunde, unter günstigen Transpirationsbedingungen, wurden dann von oben ab beginnend in Stücke zerlegt, deren spektroskopische Prüfung das Vordringen des Lithions ergab. In zahlreichen Versuchen wurden für Topfpflanzen Werthe gefunden, welche pro Stunde einem Vorrücken zwischen 18,7 cm (Podocarpus macrophylla) und 206 cm (Albizzia lophantha) entsprachen (l. c. p. 182). Zur Beurtheilung dieser Zahlen ist aber zu beachten, dass Sachs die Steighöhe zumeist vom Wurzelhals ab rechnete, oder auch eine ziemlich willkürliche Korrektion für den bis dahin in dem Wurzelsystem zurückzulegenden Weg anbrachte. Im ersteren Falle ist die Bewegungsschnelligkeit für die Stengeltheile jedenfalls grösser, als der gefundene Werth, um so mehr, als in dem Wurzelsysteme die Bewegungsbahnen voraussichtlich ausgedehnter und die Schnelligkeiten somit im Allgemeinen geringer sein werden. Unerklärt ist übrigens noch, warum Sachs in einigen Versuchen mit im freien Land erwachsenen Pflanzen ein Eindringen von Lithium nicht constatiren konnte, obgleich die Pflanzen kräftig transpirirten und der Boden reichlich mit Lithiumlösung begossen worden war.

Da beim Experimentiren mit abgeschnittenen Zweigen die Lithiumlösung in den geöffneten Gefässen sehr schnell auf weite Strecken emporgetrieben wird, sofern ein negativer Druck der Gefässluft besteht, können die Versuche, in welchen dieser Auftrieb nicht ausgeschlossen war, die wahre Schnelligkeit der normalen Wasserbewegung nicht anzeigen. Für diese sind demgemäss die Experimente von Pfitzer, in welchen (l. c. p. 213) die gefundene Bewegungsschnelligkeit selbst 22 m pro Stunde überschritt, nicht maassgebend, da eben der erwähnte Auftrieb mit wirksam gewesen sein dürfte, und dieser Fehler ist auch in Versuchen Pfitzer's nicht ganz ausgeschlossen, zu denen Zweige dienten, deren Schnittfläche erst nach einigem Verweilen an der Luft oder in Wasser Lithionlösung zugeführt bekamen. (Vgl. die Kritik bei Sachs l. c. p. 171.) Immerhin deuten die unter derartigen Bedingungen gewonnenen höheren Werthe bestimmt darauf hin, dass die Fortbewegung im Stengel wesentlich ansehnlicher sein kann, als die von Sachs für bewurzelte Pflanzen ermittelten Bewegungsschnelligkeiten. Diese ansehnlichen Schnelligkeiten sind um so mehr beachtenswerth, als in engen Capillarröhren von 0,001 mm Durchmesser bei einem Quecksilberdruck von 760 mm Wasser nur mit 2,7 m per 1 Stunde strömen würde, wenn die Abnahme der Bewegung bis zu Röhren von so geringer Weite umgekehrt proportional dem Durchmesser sein sollte[4]. Auch im Vergleiche zu Protoplasmaströmungen sind diese Wasser-

---

1) Sachs, Arb. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1878, Bd. II, p. 157.

2) Transact. of the botanical Society of Edinburgh 1871, Bd. 11, p. 45; Transact. of the R. Irish Academy 1874, p. 343.

3) Jahrbücher f. wiss. Botan. 1877, Bd. 11, p. 177. (Vorläufige Mittheilung in Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg Nov. 1875.) Vgl. die Referate in Botan. Jahresberichte 1877, p. 533. — Von Pfitzer wurden auch Salze des Thalliums, von Mac Nab solche des Caesiums angewandt.

4) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 385.

bewegungen sehr gross, da als Beispiel schnellster Bewegung von Hofmeister[1]) das Plasmodium vom Didymium serpula mit 60 cm per Stunde angeführt wird.

Hinsichtlich der Experimente mit Lithiumlösung sei noch bemerkt, dass nach Sachs das Begiessen mit einer grossen Menge einer 3proc. Lösung von Lithiumnitrat der Pflanze nichts schadet. — Eine andere Methode, welche Pfitzer[2]) anwandte, um auf die Schnelligkeit der Wasserbewegung in der Pflanze zu schliessen, nämlich die Ermittlung der Zeit, welche zwischen dem Begiessen und dem beginnenden Aufrichten eines durch Welken gesenkten Blattes verstreicht, lässt so viele Einwände zu, dass ich die so gewonnenen Resultate hier nicht weiter berühren will.

Verhältnisse zwischen Aufnahme und Ausgabe von Wasser.

§ 23. Welken und Straffwerden von Pflanzen demonstriren unmittelbar, dass nicht immer gleichviel Wasser aufgenommen und ausgegeben wird, und überhaupt das Verhältniss zwischen aufgenommenem und dem in Dampfform ausgegebenen Wasser Schwankungen unterliegt. Immer dann, wenn der Transpirationsverlust relativ gesteigert wird, nimmt der Wassergehalt in der Pflanze ab, und ein Welken tritt ein, wenn diese Abnahme so weit geht, dass der Turgor der Zellen unter ein gewisses Maass sinkt oder ganz erlischt. Sofern eine Pflanze durch den Wasserverlust nicht getödtet ist, führt erneute, relativ gesteigerte Wasserzufuhr wieder in den turgescenten Zustand zurück, und der Wassergehalt nimmt so lange zu, bis endlich ein Gleichgewichtszustand zwischen Aufnahme und Ausgabe erreicht wird. Da nun die Transpiration nach Maassgabe der transpirirenden Theile und nach äusseren Verhältnissen variabel ist, und ferner die Pflanze aus einem wasserreichen Boden mehr Wasser, als aus einem wasserarmen Boden aufzunehmen vermag, so wird in der Natur der Wassergehalt in der Pflanze dauernd gewissen Schwankungen unterworfen sein, die freilich nicht immer so ansehnlich sein müssen, dass sie durch Welken oder andere Symptome sich unmittelbar kenntlich machen.

Resultirt auch immer der Wassergehalt in der Pflanze aus dem Verhältniss zwischen Aufnahme und Ausgabe, so wirken doch unter normalen Verhältnissen Combinationen verschiedener Art dahin, diese Relation zu modificiren. Eine gewelkte Pflanze wird u. a. sowohl dann straff, wenn nur die Wasseraufnahme durch Begiessen des Bodens gesteigert, als auch dann, wenn nur die Transpiration herabgedrückt wird. Dem letztern Umstande ist es gewöhnlich allein zu verdanken, dass Pflanzen, welche während heisser Tage welkten, am Abend sich wieder erholen, indem mit der Abnahme der Temperatur und der Zunahme der Dampfsättigung in der Luft die Wasserverdampfung vermindert wird. Ueberhaupt influiren alle die Umstände, welche auf Verdampfung und Aufnahme von Wasser, sowie auf die Leitungsfähigkeit der Transportwege wirken, sowohl auf die Wasserbewegung, als auf den Wassergehalt in der Pflanze.

Dass Pflanzen einem wasserarmen Boden nicht ebenso leicht Wasser in genügender Menge zu entreissen vermögen, als einem wasserreichen Boden, dass Salzlösungen, welche die Wurzeln bespülen, durch osmotische Wirkung die Aufnahme von Wasser durch die Wurzeln erschweren, ja sogar bei genügender Concentration der Pflanze Wasser zu entziehen vermögen, ergibt sich aus dem

---

1) Pflanzenzelle 1867, p. 48.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1877, Bd. 11, p. 184. Vgl. Sachs l. c., p. 153.

über die Wasseraufnahme früher Gesagten. Die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der Temperatur erhellt aus Beobachtungen von Sachs [1], nach welchen reich beblätterte kräftige Topfpflanzen von Tabak und Kürbis bei einer Zimmertemperatur von 3,7°—5° C. welkten, obgleich der Boden reichlich Wasser enthielt, und bei Erwärmung des Bodens bald wieder straff wurden. Die Wurzeln vermochten eben dem abgekühlten Boden nicht genügend Wasser zu entreissen, um die in relativ ansehnlichem Maasse fortdauernde Wasserverdampfung zu decken. Die Wurzeln befanden sich also bei niederer Temperatur offenbar in einem ihre Thätigkeit deprimirenden Zustand, und aus Herbeiführung eines solchen Zustandes erklärt es sich auch, dass W. Wolf [2] Gerstenpflanzen welken sah, als in die wässrige Nährlösung Kohlensäure eingeleitet wurde, während der straffe Zustand bald zurückkehrte, nachdem die Pflanze in destillirtes Wasser umgesetzt war.

Die Leitungsfähigkeit der Elementarorgane verändert sich, wie das schon in anderen Paragraphen hervorgehoben wurde, vielfach mit dem Alter der betreffenden Pflanzentheile, ausserdem ist dieselbe aber auch nach äusseren Verhältnissen variabel, und zwar sowohl da, wo es sich um Fortbewegung von Wasser in verholzten Zellwandungen handelt, als auch da, wo Wasser in anderen Wandungen oder von Zelle zu Zelle seinen Weg nimmt. Wie im Speciellen die Temperatur innerhalb der Grenzen, in welchen das Leben nicht vernichtet wird, die Fortleitung von Wasser beeinflusst, ist noch wenig bekannt. Jedenfalls sind verholzte Wandungen auch bei niederer Temperatur immer noch fähig, Wasser fortzuleiten, denn immergrüne Gewächse transpiriren noch in merklichem Grade im Winter, wie dieses schon Hales [3] fand, und Duhamel [4] für den Ast einer immergrünen Eiche constatirte, der auf eine sich entlaubende Eiche gepfropft war. Die Entwicklung transpirirender Blätter an Zweigen, welche im Winter in Gewächshäuser geführt waren, während die übrige Pflanze sich im Freien befand, zeigt gleichfalls, dass trotz niederer Temperatur eine erhebliche Wassermenge von den Wurzeln aus durch den Stamm fortbewegt wurde [5].

Immerhin dürfte die Leitungsfähigkeit im Holze mit niederer Temperatur merklich verlangsamt werden, und damit stimmt auch das Resultat einiger Experimente Detmer's [6] überein, gegen deren Beweiskraft in unserer Frage allerdings Bedenken geltend gemacht werden können. In diesen Versuchen wurden gleichartige Holzplatten von Pinus sylvestris und Betula alba in kälteres, resp. wärmeres Wasser gebracht und gefunden, dass bei niederer Temperatur weniger Wasser in derselben Zeit imbibirt wurde, als bei höherer Temperatur. Die Versuche von Sachs, in welchen die Wurzeln von Tabak und Kürbis in abgekühltem Boden weniger Wasser aufzunehmen vermochten, lassen auch zugleich auf eine Verlangsamung der Wasserbewegung mit der Temperatur in turge-

1) Bot. Ztg. 1860, p. 124. 2) Jahresb. d. Agrikulturchemie 1870—72, p. 134.

3) Statik 1748, p. 29. 4) De l'exploitation des bois 1764, Bd. I, p. 337.

5) Solche Versuche wurden von Duhamel (Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. II, p. 219) und Knight (Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1811, p. 120) mit der Rebe, von Mustel (vgl. de Candolle, Pflanzenphys., übers. von Röper, Bd. I, p. 426) auch mit anderen Holzpflanzen ausgeführt.

6) Beiträge zur Theorie des Wurzeldruckes 1877, p. 38.

scenten Geweben schliessen. Auch bei der Quellung von Samen, bei welcher Imbibition und Osmose zusammenwirken, fanden Dimitrievicz[1] und Reinke[2] eine langsamer fortschreitende Wasseraufnahme bei niederer Temperatur.

Die Aufnahme- und Leitungsfähigkeit für Wasser wird natürlich in hohem Grade durch Tödtung lebendiger Zellen beeinflusst, sowie durch Austrocknen von Holzzellwandungen herabgedrückt, und, ausser manchen anderen Umständen, vermindert ein Absatz ungelöster Körpertheilchen die Wasseraufnahme in erheblichem Grade. Wie nun durch solche Verstopfungen und Modificationen in der Zellhaut die Filtrationsmengen, und zwar in Folge von Veränderungen an den Schnittflächen, ziemlich schnell abnehmen, werden auch die Schnittflächen mehr und mehr zur Wasseraufnahme ungeeignet, wenn abgeschnittene transpirirende Pflanzen in Wasser stehen. Bei Holzpflanzen pflegt allerdings die unter solchen Umständen aufgenommene Wassermenge auszureichen, um einige Zeit und selbst einige Tage ein Welken zu verhindern, während solches bei krautigen Pflanzen meist sehr schnell eintritt, wenn die Transpiration einigermassen lebhaft fortdauert. Bei diesen insbesondere drückt ein nur augenblicklicher Contact der Schnittfläche mit Luft die Wasseraufnahme sehr herab, und dass in der That zunächst nur die Leitungsfähigkeit in der Schnittfläche verändert wird, ergibt sich daraus, dass ein welkender Spross wieder straff wird, wenn einige Centimeter oberhalb der Schnittfläche ein neuer Schnitt an einer unter Wasser tauchenden Stelle angebracht wird. Demgemäss welkt ein Spross zunächst wenigstens nicht, wenn der betreffende Stengeltheil vor dem Durchschneiden unter Wasser gebogen und der Luftcontakt mit der Schnittfläche vermieden wird. Das Welken, welches auch hier nach kürzerer oder längerer Zeit eintritt, wird durch die allmählich abnehmende Leitungsfähigkeit bedingt. Unverletzte Pflanzen erhalten sich also nur deshalb straff, weil eine solche Verminderung der Leitungsfähigkeit bei ihnen nicht eintrat, nicht aber etwa, weil von den Wurzeln aus Wasser in die Pflanze gepresst wird, denn ein solcher Auftrieb besteht in der transpirirenden Pflanze nicht.

Schon Hales[3] constatirte, dass mit der Schnittfläche in Wasser gestellte Aeste von Tag zu Tag weniger Wasser aufnehmen, und endlich ein Welken der Blätter erfolgt. Hiervon ist nur graduell verschieden das schnellere Welken krautiger Pflanzen, welches nach verschiedenen Seiten hin von de Vries[4] studirt wurde, nachdem Sachs[5] die Aufmerksamkeit auf dieses Phänomen gelenkt hatte. Durch die Experimente von de Vries wurde auch ermittelt, dass ein selbst nur momentaner Contact der Schnittfläche mit Luft die Leitungsfähigkeit vermindert, während beim Abschneiden unter Wasser der Spross zunächst nicht welkt. Die Veränderung, welche eine verminderte Leitungsfähigkeit bedingt, ergreift zunächst die Schnittfläche und rückt von dieser aus, so weit sich beurtheilen lässt, um so weiter im Stengel hinauf, je länger die Berührung mit Luft dauert, und je intensiver innerhalb dieser Zeit die Transpiration ist. Gewöhnlich genügte es übrigens, 5 bis 6 cm oberhalb der alten Schnittfläche einen neuen Schnitt unter Wasser herzustellen, um einen gewelkten Spross wieder straff zu machen. Ein solches Straffwerden wird auch dann erzielt, wenn unter Druck Wasser in die Schnittfläche

1) In Haberlandt's Wissensch.-prakt. Untersuchungen 1875, Bd. I, p. 75.

2) Unters. über d. Quellung in Hanstein's botan. Abhandl. 1879, Bd. IV, p. 83.

3) Statik 1748, p. 18. — Vgl. auch Unger, Studien zur Kenntniss d. Saftlaufes i. d. Pflanze 1864, p. 3. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 50.

4) Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 287.

5) Lehrbuch 1870, II. Aufl., p. 592.

getrieben, und so die Aufnahme gesteigert wird. Zur Ausführung solcher Versuche, w
schon Unger anstellte (l. c. p. 3), setzt man auf den einen Schenkel eines U-Rohres
(Fig. 18, p. 119 und in Fig. 19) die gewelkte Pflanze mit Hülfe eines Kautschukkorkes


Fig. 19.

sorgt dafür, dass das Quecksilber höher im Schenkel *b* steht.
Erfolg zu haben, muss genügender Druck gegeben werden
Vries sah u. a. den 30 cm langen Gipfeltheil einer Pflanze vo
ianthus tuberosus bei 10—20 cm Quecksilberdruck welk ble
mit 40—45 cm Druck aber straff werden. Mit dieser Oper
wird die Leitungsfähigkeit an der Schnittfläche erhöht, und,
dass Welken erfolgt, darf nun ein negativer Druck eintreten.
wird durch Transpiration allmählich erreicht, kann aber be
mit der in Fig. 19 abgebildeten Zusammenstellung hergestellt
den, in welcher die Glasröhren *a* und *b* durch den Kautsc
schlauch *c* verbunden sind. Nicht so gut, wie durch Ein
sen von Wasser, wird nach den Beobachtungen von de Vrie
Leitungsfähigkeit durch Eintauchen in Wasser von 35—40° C
parirt.

Worauf im einzelnen die Verminderung der Leitungsfähi
beruht, ist nicht sicher ermittelt. Auf Abtrocknen, welches
lich, wo es zutrifft, zweifellos von Bedeutung ist, kann der
Abschneiden in der Luft erzielte Erfolg nicht allein geschoben
den, da ein Welken auch dann in Versuchen von de Vries ein
als das Sprossende unmittelbar nach dem Durchschneide
Wasser schnellte und die Schnittfläche jedenfalls weniger als
cunde mit der Luft in Contact war. Eine wesentliche Rolle d
ten wohl Verstopfungen spielen, welche durch die aus zerriss
Zellen stammenden Massen sogleich eingeleitet und fernerhin
durch schleimige, z. Th. aus Bacterien bestehende Massen
mehrt werden[1]. Auch ist noch nicht genügend aufgeklärt, warum beim Abschne
unter Wasser das Welken unterbleibt, und die Leitungsfähigkeit durch Einpressen
Wasser wieder gesteigert werden kann. Höhnel[2] sieht ersteres als Erfolg des Eindrin
von Wasser in die Gefässe an, welches Eindringen dann unterbleibt, wenn der neg
Druck der Gefässluft beim Abschneiden in der Luft ausgeglichen wurde. Auch könnte
wohl daran denken, dass der Erfolg des Einpressens gleichfalls auf Eintreiben von Wa
in Gefässe falle, und ebenso mag ein Aufenthalt in warmem Wasser zur Folge haben,
mit dem Abkühlen etwas Wasser in Gefässe gesogen wird. Die Wasseraufnahme
durch die Injektion der Gefässe wohl jedenfalls begünstigt, ob aber damit das ganze
nomen erklärt ist, oder ob noch andere Umstände mitspielen, bleibt noch zu entscheid

Die ungleiche Relation zwischen aufgenommenem und als Wasserdampf au gebenem Wasser ergibt sich aus dem Welken, resp. Straffwerden von Pflanzen so un telbar, dass ein näheres Eingehen auf dieses Thema nicht geboten scheint, denn die stenz auch kleinerer Differenzen ist selbstverständlich. Uebrigens ist auch seit Hales[3]) m fach constatirt, dass einmal in wachsenden Pflanzen der Wassergehalt zunimmt, aber a in nicht wachsenden Pflanzen, je nachdem die Transpiration oder die Wasseraufna überwiegt, das Gewicht durch Verminderung des Wassergehaltes fällt, resp. durch mehrung des Wassergehaltes steigt. Um gleichzeitig die Menge des aufgenommenen des durch Verdampfung abgegebenen Wassers kennen zu lernen, kann man letzteres d Wägung, ersteres durch Messung bestimmen, wie das Unger und Vesque ausführten, thigenfalls kann man auch gleichzeitig das Gewicht der Pflanze controliren. Ohne auf experimentellen Ausführungen der genannten Autoren weiter einzugehen, will ich

1) Vgl. Höhnel, Bot. Ztg. 1879, p. 302.

2) Haberlandt's Wiss.-prakt. Untersuchungen 1877, Bd. II, p. 129.

3) Statik 1748, p. 18. Ferner u. a. Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. p. 360; Rauwenhoff, Archives néerlandaises 1868, Bd. 3, p. 318; J. Boussingault, Agrono Chim. agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 301; Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. s Bd. 4, p. 89, und ebenda 1878, VI. sér., Bd. 6, p. 169.

(Fig. 20) nur einen Apparat anführen, welcher geeignet ist, in einfacher Weise die Aufnahme und Ausgabe von Wasser gleichzeitig zu bestimmen. In die eine Oeffnung des mit Wasser gefüllten Gefässes *g* ist die bewurzelte Pflanze *p* mit Hülfe eines halbirten Kautschukkorkes wasserdicht eingesetzt, der andere Tubulus trägt das kalibrirte Rohr *n*. Während nun, natürlich mit Beachtung der Wärmeausdehnung, das durch die Pflanze aufgenommene Wasser sich aus den Ablesungen am Rohre *n* ergibt, zeigt eine genügend empfindliche Wage, auf welche der ganze Apparat zu stellen ist, den Transpirationsverlust an. Man kann so leicht feststellen, dass letzterer bei Steigung der Verdampfung überwiegt, während nach einem darauf folgenden Ueberdecken mit einer Glocke die Wasseraufnahme ansehnlicher ist, als der Verlust durch Transpiration. Bei constanten äusseren Bedingungen stellt sich natürlich ein Gleichgewichtszustand her, in welchem gleichviel Wasser aufgenommen und exhalirt wird.



Fig. 20.

In den angeführten Arbeiten hat Vesque auch den Einfluss der Temperatur auf die Wasseraufnahme durch Wurzeln studirt. Wie aus den schon mitgetheilten Beobachtungen von Sachs, ergibt sich aus diesen hier nicht näher zu schildernden Experimenten eine verminderte Aufnahmefähigkeit bei niederer Temperatur, doch trat auch bei Temperaturen wenig über Null immer noch eine erhebliche Menge Wasser in die Wurzeln ein. Es gilt dieses für constante Temperatur, denn bei grösseren plötzlichen Schwankungen der Temperatur wurde von Vesque eine vorübergehende Steigerung der Wasseraufnahme mit Abkühlung und eine vorübergehende Abnahme der Wasseraufnahme mit Erwärmung beobachtet. Solches ist leicht verständlich als eine Folge der ausdehnenden, resp. zusammenziehenden Wirkungen beim Wechsel der Temperatur. Durch eine Erwärmung wird insbesondere die Luft ausgedehnt und gewinnt zugleich an Volumen durch die der höheren Temperatur entsprechende vermehrte Tension des Wasserdampfes, dazu kommt ferner die freilich geringere Ausdehnung des Wassers selbst, und aus dem Zusammenwirken dieser Faktoren ergibt sich zunächst eine Verminderung der negativen Spannung oder auch ein positiver Druck im Innern, welcher bestrebt ist, Wasser aus der Pflanze zu treiben. In diesem Falle, und auch dann, wenn nur eine Verminderung der negativen Spannung eintrat, wird immer vorübergehend die Aufnahme von Wasser herabgedrückt werden, während beim Abkühlen gerade eine vermehrte Aufnahme in Folge der gesteigerten Saugwirkung erzielt wird. Allmählich stellt sich dann der den constanten Bedingungen entsprechende Gleichgewichtszustand wieder her.

Den gleichen Ursachen entspringt es, dass nicht zu wasserarmes Holz beim Erwärmen Wasser austreten lässt, ein Phänomen, welches schon Dalibard, Duhamel u. A. bekannt war, von Sachs[1]) näher studirt und von Hofmeister[2]) richtig durch Ausdehnung der eingeschlossenen Luft gedeutet wurde. Das Austreten einer nicht unerheblichen Menge von Wasser aus Schnittflächen von Aststücken kann, wenn wasserreicheres Holz gewählt wird, leicht durch Erwärmen erzielt, und ebenso die Wiederaufnahme des an der Schnittfläche angesammelten Wassers beim Abkühlen beobachtet werden. Als Folge dieser Vorgänge wird ein Holzstück, in warmes Wasser gebracht, spezifisch leichter und nimmt beim Abkühlen wieder an Gewicht zu. Durch ein weiteres Aufsteigen eines in Wasser schwimmenden Holzstückes beim Erwärmen und ein tieferes Einsinken beim Abkühlen des Wassers kann dieser Wechsel des spezifischen Gewichtes, wie es Sachs auch that, veranschaulicht werden.

1) Bot. Ztg. 1860, p. 253. Hier findet sich auch die ältere Literatur. Vgl. auch Sachs, Geschichte der Botanik 1875, p. 509, und Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 317.

2) Flora 1861, p. 101.

So gut wie in krautigen Pflanzen, unterliegt auch der Wassergehalt in Bäumen Variationen nach Maassgabe äusserer Verhältnisse. Aus Versuchen Hartig's[1], mit denen im Wesentlichen die Erfahrungen Geleznow's[2] und einige Beobachtungen Duhamel's[3]) übereinstimmen, ist, wie zu erwarten war, das Holz der Bäume durchgehends im Winter reicher an Wasser als im Sommer, und im Allgemeinen tritt der minimale Wassergehalt im Herbst ein, während das Maximum, wenigstens für sich entlaubende Bäume, im Frühjahr gefunden wird. Es hängt dieses offenbar mit dem Blutungsdruck zusammen, und dem entsprechend beobachtete Hartig auch dieses Frühjahrsmaximum an immergrünen und deshalb gleich im Frühjahr stark transpirirenden Nadelhölzern nicht. Ausser diesen jährlichen Schwankungen konnte Hartig auch tägliche Variationen feststellen. An Bäumen, welche nach vierwöchentlicher Trockenheit im September zur Untersuchung kamen, wurde an trockenen Tagen das Minimum des Wassergehaltes gegen 2 Uhr Nachmittags gefunden, das Maximum vor Sonnenaufgang erreicht, doch war der Wassergehalt bald nach Sonnenuntergang von diesem Maximum nicht sehr entfernt. Die Schwankungen sind spezifisch different, und während in Betula Maximum und Minimum nur um 2 Proc. differirten, betrug gleichzeitig dieser Unterschied bei Populus dilatata 38 Proc. Diese Experimente wurden ausgeführt, indem mit einem Pressler'schen Hohlbohrer Holzcylinder von etwa 80 mm Länge und 6 mm Dicke dem Stamme entnommen und der Wassergehalt durch Trocknen bestimmt wurde. Bei solchen Experimenten erfuhr auch Hartig, dass im Holze der Weymuthskiefer der Wassergehalt in Folge der Entlaubung zunimmt. Ferner zeigten sich die Nadelhölzer als die wasserreichsten unter den untersuchten Hölzern, ein Resultat, welches auch Geleznow bestätigte. Aus den Arbeiten dieses Letzteren (l. c. 1876) sei noch mitgetheilt, dass der Wassergehalt in Holz und Rinde nicht gleichsinnig bei allen Pflanzen variirt.

Da mit sinkendem Wassergehalt in der Pflanze die Transpiration verringert, und zugleich die wasseraufsaugende Kraft vermehrt wird, ist durch Zusammenwirken dieser Faktoren eine gewisse Selbstregulation erzielt. Mit Rücksicht auf die spezifisch verschiedene Wasseraufnahme durch Elementarorgane kann der nur in Gewichtsprocenten bemessene Wassergehalt die wasseranziehende Kraft nicht anzeigen, und deren Vertheilung im Stamme natürlich nicht nach dem Wassergehalt ohne weiteres abgeschätzt werden.

Abschnitt II. Die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze.

§ 24. Geben auch alle Landpflanzen, sofern äussere Verhältnisse es gestatten, eine nicht verhältnissmässig grosse Menge von Wasserdampf an die umgebende Luft ab, so ist eine solche Transpiration doch kein für alle Pflanzen nothwendiger Vorgang. Denn aus allen submersen Pflanzen wird Wasserdampf nicht exhalirt und sowohl im Wasser als auf dem Lande fortkommende Pflanzen lehren, dass wenigstens unter den erstgenannten Existenzbedingungen die Transpiration solchen vegetabilischen Organismen fehlen kann, welche als Landformen reichlich transpiriren. Thatsächlich gedeihen auch Landpflanzen, wenn durch Aufenthalt in einem dauernd dampfgesättigten Raume die Transpiration mindestens sehr eingeschränkt ist[4]), doch hat deshalb die Wasserverdampfung für deren normales Gedeihen sicherlich Bedeutung, und es ist mindestens fraglich, ob unter den in der Natur gegebenen Vegetationsbedingungen sich manche

---

1) Bot. Ztg. 1868, p. 17 u. 1858, p. 329.

2) Rech. sur la quantité et la répartition de l'eau etc. Mélang. biologiques tirés du Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, Bd. IX, 1872, p. 667. — Eine andere Arbeit Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. sér., Bd. 3, p. 344.

3) De l'exploitation des bois 1764, p. 476.

4) Es lehren das Kulturen unter feuchten Glocken. Einen vergleichenden Versuch mit Tabak hat Schlösing (Annal. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 10, p. 366) angestellt.

Pflanzen gut zu erhalten vermöchten, wenn die Transpiration ganz unterdrückt wäre. Jedenfalls begünstigt die ausgiebige Wasserbewegung, welche ja von der Transpiration abhängig ist, in hohem Grade die Zuführung von Nährstoffen aus dem Boden und hat ferner Bedeutung für den Gasaustausch der Pflanze mit ihrer Umgebung. Weiter wird durch die mit der Wärme steigende Wasserverdampfung eine allzuhohe Erwärmung der Pflanzentheile bei direkter Insolation vermieden, und mit einem gewissen Wassermangel in der Pflanze ist ein Faktor gegeben, welcher für die Ausgiebigkeit von Wachsthumsvorgängen ins Gewicht fällt.

Die Menge des von einer Pflanze oder einem Pflanzentheil abgegebenen Wasserdampfes ist von äusseren Verhältnissen in hohem Grade abhängig. Im Allgemeinen wird durch alle die Umstände, welche die Bildung von Wasserdampf an freier Wasserfläche oder aus einem von Wasser durchtränkten Boden begünstigen, auch die Transpiration der Pflanze gesteigert, und demgemäss kann diese auch im dampfgesättigten Raum ganz unterdrückt oder wenigstens auf ein Minimum eingeschränkt werden. Unter gleichen äusseren Bedingungen würden aber aus verschiedenen Pflanzen und ebenso aus verschiedenen Theilen derselben Pflanze sehr ungleiche Wassermengen verdampft, da natürlich für die Transpiration specifische Eigenschaften mannigfacher Art in Betracht kommen. Im Allgemeinen wird die Transpiration um so mehr herabgedrückt, je ansehnlicher Korkschichten, Cuticula und überhaupt nicht oder wenig imbibitionsfähige Wandungen als peripherische Umkleidung der Pflanzentheile entwickelt sind, während Spaltöffnungen und Lenticellen die Ausgabe von Wasserdampf um so mehr begünstigen, je besser dieselben als offene Ausführungsgänge zu funktioniren vermögen. Ferner ist die Ausdehnung der Oberfläche ein begünstigender Faktor, ohne dass irgend ein bestimmtes Verhältniss zwischen Vermehrung der Oberfläche und verdampfender Wassermenge bestände. Weiter wird das Vegetationswasser in specifisch ungleichem Grade durch Imbibition und durch osmotische Kräfte in der Pflanze festgehalten, und demselben Objekte werden durchgehends Wassertheile um so schwieriger entrissen, je wasserärmer ein Pflanzentheil ist, da das vorhandene Imbibitionswasser um so fester gehalten wird, je weiter entfernt von dem Sättigungspunkt der Wassergehalt einer Zellwandung ist.

Die Eigenschaften der Pflanzentheile, und mit diesen die Transpiration, sind mit Entwicklungsstadien verschieden, mit denen ja Ausbildung von Kork, Cuticula, Spaltöffnungen, Behaarung und andere auf die Wasserabgabe influirende Faktoren variiren. Indem nun äussere Verhältnisse einen Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzen, auf Ausbildung von Cuticula u. s. w. haben, werden sie auch indirekt für die Transpiration bedeutungsvoll. Eine solche mittelbare Beeinflussung findet auch an den bereits ausgebildeten Organen mehrfach statt, z. B. indem die Spaltöffnungen durch Beleuchtungsverhältnisse erweitert oder verengert werden. Nach alle dem ist es einleuchtend, dass die Transpiration aus lebendigen Pflanzen nicht in gleichem Verhältniss wie die Verdampfung von einer freien Wasserfläche durch äussere Verhältnisse gesteigert, resp. verringert wird.

Ueberhaupt ist ja die Transpiration der Pflanze nicht mit der Bildung von Wasserdampf auf einer Wasserfläche unmittelbar vergleichbar, da in letzterem

Falle diejenigen Molekularkräfte nicht in Betracht kommen, welche überwunden werden müssen, um einer imbibirten Membran die zu vergasenden Wassertheilchen zu entreissen. Ferner wird auch überall, wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, der Wasserdampf nicht nur von der freien Aussenfläche der Pflanze, sondern ausserdem durch Vermittlung jener aus dem Intercellularsystem ausgegeben. In diesem freilich wird der Wasserdampf in gleicher Weise durch Vergasung imbibirter Wassertheilchen gebildet, doch findet der so innerhalb der Pflanze entstandene Wasserdampf, analog wie ein Gas, durch offene Ausführungsgänge seinen Weg in die umgebende Atmosphäre. Ohnedies ist die Verdampfung von Wassertheilchen, worauf schon in § 15 hingewiesen wurde, ein wesentlich analoger Vorgang wie der Uebergang gelöster Gase in den gasförmigen Aggregatzustand, und demgemäss gilt auch das über Mechanik und Vermittlung des Gasaustausches Gesagte mit entsprechenden Anpassungen für die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze. Wie absorbirte Gase so lange in Gasform in die umgebende Luft übergehen, als die partiäre Pressung es erlaubt, wird auch Wasserdampf aus imbibirten Wandungen so lange gebildet werden, als eine den gegebenen Verhältnissen entsprechende Dampfsättigung nicht erreicht ist. Ebenso kommen für den Austausch des im Intercellularsystem enthaltenen Wasserdampfs mit der umgebenden Atmosphäre dieselben Ursachen in Betracht, wie für den Austausch von Gasen. Es gilt dieses zunächst für die Abgabe von Wasserdampf durch offene Ausführungsgänge, aber auch wo es sich um Durchgang durch Membranen handelt, lässt sich das für Gase Gesagte unmittelbar auf Wasserdampf übertragen, sobald man beachtet, dass auch Gase nur dann in Gasform eine Scheidewand durchwandern, wenn eine Condensation durch molekulare Anziehungskräfte nicht verursacht wird.

Wie Gase durchgehends schwieriger durch verkorkte und cuticularisirte Membranen passiren, als durch Wasser reichlicher imbibirende Häute, wird auch durch jene die Transpiration eingeschränkt. Es ergibt sich dieses als natürliche Folge aus der geringeren Imbibitionsfähigkeit und der damit zusammenhängenden geringeren Durchlässigkeit für flüssiges Wasser. Indess gibt es, wie in § 10 mitgetheilt wurde, keine für Wasser ganz impermeable Cuticula, und selbst Korkschichten lassen durchgehends etwas Wasser passiren. Deshalb wird durch Cuticula und namentlich durch Korkschichten die Transpiration wohl sehr gehemmt, doch wohl niemals ganz aufgehoben. Uebrigens setzt nur die mit wachsartigen und harzartigen Stoffen imprägnirte Cuticula der an Luft grenzenden Pflanzentheile dem Durchgang von flüssigem Wasser und ebenso der Abgabe von Wasserdampf ein grösseres Hinderniss entgegen. Die verhältnissmässig leichte Abgabe von Wasserdampf aus einer nicht mit wachsartigen Stoffen imprägnirten Cuticula wird unmittelbar durch das schnelle Welken demonstrirt, welches submerse Pflanzen erfahren, wenn sie in eine nicht dampfgesättigte Luft gebracht werden. Ebenso welken jüngere Wurzeln, deren Cuticula nur wenig ausgebildet ist, schnell an der Luft, während unter gleichen Bedingungen Pflanzentheile mit stärker entwickelter Cuticula (z. B. Aepfel, Blätter und Stengel von Aloe, Ilex) oder mit Korkschicht (z. B. Kartoffel) lange turgescent bleiben, indess sogleich grössere Mengen Wasser durch Verdampfung verlieren, wenn die Cuticula oder die Korkschicht abgeschält wird.

Für die Wasserversorgung der Pflanze ist es von hoher Bedeutung, dass

submerse oder im Boden befindliche und gemäss den äusseren Verhältnissen nicht oder nur wenig transpirirende Pflanzentheile eine Cuticula besitzen, welche Wasser und gelösten Stoffen relativ leicht Durchgang gestattet, während in Luft befindliche Pflanzentheile vor zu grossem Verlust von Wasserdampf durch die Qualität der Cuticula, resp. durch Korkschichten bewahrt werden, die als Ersatz der schützenden Epidermis bei höheren Pflanzen auftreten. Anderseits begünstigen Spaltöffnungen und Lenticellen die Transpiration, indem sie als Ausführungsgänge des Intercellularsystems funktioniren, welches der Rege nach von Wandungen begrenzt ist, die leicht Wasserdämpfe abgeben. Die Menge Wasserdampf, welche auf diesem Wege aus der Pflanze geschafft wird, ist indess auf ein gewisses Maass dadurch reducirt, dass die engen Ausführungsgänge einen nur allmählich fortschreitenden Austausch zwischen der Luft des Intercellularsystemes und der Atmosphäre gestatten. So greifen denn überall, wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, Abgabe von Wasserdampf aus diesen und aus den die peripherische Umkleidung bildenden Zellhäuten zusammen. So gut wie beim Austausch von Gasen hängt es aber auch bei der Transpiration von sehr verschiedenen Umständen ab, ob die grössere Menge von Wasserdampf durch peripherische Zellwandungen oder durch Spaltöffnungen, resp. Lenticellen ausgegeben wird. Soviel ist indess gewiss, dass bei Vorhandensein von Spaltöffnungen mehr Wasser transpirirt, als es bei sonst gleicher Beschaffenheit der Cuticula der Fall sein würde. Das spricht sich auch darin aus, dass spaltöffnungsärmere, resp. spaltöffnungsfreie Blattflächen unter gleichen Bedingungen weniger Wasserdampf abgeben, als spaltöffnungsreichere Blattflächen. Spaltöffnungen, resp. Lenticellen sind ebensowohl wie Cuticula, resp. Korkschichten in ungleichem Grade für die Ausgabe von Wasserdampf geeignet. Es ist ja ohne Weiteres einleuchtend, wie, ebenso wie für Gasaustausch, enge Spalten, Existenz eines Vorhofes, sowie geringe Weite der Intercellularräume für die Transpiration ungünstig sind. Ebenso muss diese mit Erweiterung der Spalten erhöht, mit Verengerung der Spalten herabgedrückt werden, und solche Variationen der Spaltweite vollziehen sich, wie früher mitgetheilt ist, unter dem Einfluss verschiedener äusserer Verhältnisse. Da allgemein mit einem gewissen Welken ein Schluss der Spalten eintritt, so ist hiermit ein weiterer Faktor gegeben, durch welchen die Wasserabgabe aus welkenden Pflanzen eingeschränkt wird.

Bei den beblätterten Pflanzen wird die grösste Menge des verdampfenden Wassers aus den Blättern abgegeben, wie schon Hales [1]) fand, welcher unter denselben äusseren Bedingungen die Transpiration von sonst gleichartigen Zweigen verglich, die z. Th. mit Blättern versehen, z. Th. ihrer Blätter beraubt waren. Nach den Versuchen mit Zweigen von Apfelbaum, Ulme, Vogelbeere, Eiche u. a. Holzpflanzen, sowie mit Hopfen transpirirten die entblätterten Zweige nur $^1/_5$ bis $^1/_{30}$ der Wassermenge, welche die beblätterten Zweige abgaben. Ebenso haben Guettard [2]), Hartig [3]), Wiesner und Pacher [4]), sowie Eder [5]) gezeigt, dass sowohl jüngere als ältere entblätterte Zweige eine verhältniss-

1) Statik 1748, p. 580. 2) Histoire de l'Académie royale 1748, p. 580.
3) Bot. Ztg. 1863, p. 260. 4) Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 5.
5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 267.

mässig nur geringe Menge Wasserdampf verlieren. Die überwiegende Transpiration seitens der Blätter erklärt sich naturgemäss aus deren relativ ansehnlicher Oberfläche und ferner aus der meist erheblicheren Zahl von Spaltöffnungen. An älteren Zweigen schränken zudem gebildete Korkschichten die Wasserabgabe gewöhnlich in höherem Grade ein, als es die an jugendlicheren Zweigen vorhandene und an Blättern bleibende Cuticula thut.

Auf gleiche Oberfläche bezogen, werden übrigens keineswegs immer die Blätter die stärkst transpirirenden Pflanzentheile sein, denn, nach dem raschen Welken zu urtheilen, dürften jüngere Wurzeln ansehnlicher als Blätter transpiriren, und dasselbe dürfte wohl auch öfters beim Vergleich jugendlicher Zweige mit älteren Blättern herauskommen. Noch mehr müsste solches hervortreten, wenn die Transpiration nicht auf die Oberfläche, sondern auf Volumen oder Trockengewicht bezogen würde, ein Verfahren, welches unter Umständen gewisse Vortheile bieten mag[1], indess gewöhnlich weniger geeignet ist, einen anschaulichen Maassstab sowohl für die Wasserabgabe aus verschiedenen Pflanzentheilen, als auch für die Vergleichung der Wasserverdunstung aus Pflanzen gegenüber einer Wasserfläche oder von Wasser durchtränktem Papier u. dgl. zu liefern.

Durchgehends verdampfen Blätter oder andere pflanzliche Organe bei gleicher Oberfläche und unter gleichen Bedingungen weniger Wasser als eine freie Wasserfläche, wie das schon von Hales beobachtet, von Unger[2], sowie von Sachs[3] bestätigt wurde. Unger stellte Versuche mit Blättern aus der Mitte des Stengels von Digitalis purpurea an, in welchen die verdampfte Wassermenge auf eine Oberfläche der Blätter, resp. der in einer Schale befindlichen Wasserfläche von 5000 qmm berechnet wurde. Aus den während 31 Tagen fortgesetzten Beobachtungen ergibt sich, dass die Transpiration der freien Wasserfläche 1,4 bis 6,9 mal grösser ausfiel, als die Wasserabgabe der Blätter. Denn in diesen extremen Fällen transpirirten während 24 Stunden 5000 qmm Blattfläche 3,232 gr, resp. 1,232 gr Wasser, während eine gleich grosse Wasserfläche 4,532 gr, resp. 8,459 gr Wasser abgab. Gegenüber einer freien Wasserfläche dürfte auch mit Wasser durchtränktes Filtrirpapier oder Pergamentpapier zurückstehen[4], obgleich die Transpiration dieser Objekte, so lange dieselben wenigstens mit Wasser gesättigt sind, bei gleichen Bedingungen im Allgemeinen ansehnlicher sein wird, als die Abgabe von Wasserdampf aus selbst lebhaft transpirirenden Blättern[5]. Es ist übrigens einleuchtend, warum insbesondere die nur weniger Wasser imbibirenden verkorkten oder cuticularisirten Zellwandungen weniger Wasserdampf abgeben, als mit Wasser reichlich durch-

---

1) Vgl. Höhnel, Ueber die Transpirationsgrösse d. forstl. Holzgewächse 1879, p. 24. Separatabz. aus Mittheilg. d. forstl. Versuchswesens Oesterreichs Bd. 2, Hft. 1.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 206.

3) Experimentalphysiol. 1865, p. 231.

4) So fand es Baranetzky (Bot. Ztg. 1872, p. 62 Anmerkung), als er eine mit Pergamentpapier bedeckte mit einer freien Wasserfläche verglich. Nach diesem Autor muss es begünstigenden Transpirationsbedingungen zugeschrieben werden, dass Sachs (Experimentalphysiologie p. 231) für eine durchfeuchtete Thierblase eine ansehnlichere Wasserverdampfung als für eine freie Wasserfläche fand.

5) Vgl. Knop, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 250.

tränktes Papier oder eine freie Wasserfläche, und die Erfahrung lehrt, dass auch bei Existenz zahlreicher Spaltöffnungen dennoch Blätter weniger transpiriren. Es war solches kaum anders zu erwarten, da durch die engen Spalten Wasserdampf immerhin nur langsam nach Aussen befördert wird, und so an der allerdings ansehnlichen Oberfläche der die Intercellularräume begrenzenden Wandungen nur wenig Wasserdampf entsteht, weil eben die Intercellularluft immer nahezu dampfgesättigt bleibt. Ebenso kann es nicht überraschen, dass, wie es Unger fand, das Verhältniss zwischen dem von einer Wasserfläche und einem Pflanzenblatt verdampfenden Wasser veränderlich ist und insbesondere auch nach äusseren Bedingungen Schwankungen unterliegt. Ohne auf alle maassgebenden Faktoren einzugehen, erinnere ich nur daran, dass eine derartige Abweichung schon als Folge des mit verstärkter Transpiration sinkenden Gehaltes an Imbibitionswasser und der besonderen Einwirkungen äusserer Einflüsse auf den Zustand pflanzlicher Organe erzielt werden muss.

Methodisches. In den zum Nachweis der Transpiration angewandten Untersuchungsmethoden wird entweder das verdampfende Wasser aufgesammelt oder aus dem Gewichtsverlust der zu prüfenden Pflanzen bestimmt, oder auch aus der in eine Pflanze aufgenommenen Wassermenge auf das in Dampfform ausgegebene Wasser geschlossen. Nach solchen Principien ausgeführte Bestimmungen sind übrigens schon seit alter Zeit in Anwendung gekommen, indem schon Woodward[1]) die Transpiration durch Wägung ermittelte, Mariotte[2]) und ebenso Guettard[3]) das verdampfende Wasser aufsammelten, und Hales in seinen classischen Untersuchungen neben anderen Methoden auch die Messung des aufgesogenen Wassers zur Ermittlung der Transpiration verwandte. Ohne die von einzelnen Autoren in mannigfachen Modificationen angewandten Untersuchungsmethoden im Einzelnen näher zu beleuchten, soll an dieser Stelle zunächst auf die zur Demonstration verwendbaren Methoden hingewiesen werden. Um aus dem Gewichtsverlust die Transpiration zu messen, eignet sich die in Fig. 20 (p. 135) abgebildete Zusammenstellung, welche zugleich durch das Fallen der Wassersäule in dem graduirten Rohre *n* die Menge des in die Pflanze aufgenommenen Wassers zu bestimmen und mit dem verdampfenden Wasser zu vergleichen gestattet. In das Gefäss *g* können ebensowohl Zweige, als auch in Wasserkultur erzogene Pflanzen eingestellt werden. Anstatt die Pflanze mit Hülfe eines durchbohrten und eventuell halbirten Korkes in ein Gefäss dampfdicht einzusetzen, kann es unter Umständen vortheilhafter sein, das Wasser zur Verhütung von Verdampfung mit einer Oelschicht zu bedecken und durch diese die transpirirenden Theile von den im Wasser befindlichen und aufnehmenden Theilen zu separiren, eine Methode, welche u. a. von Unger[4]) angewandt wurde. Handelt es sich darum, in Blumentöpfen kultivirte Pflanzen zu verwenden, so kann man nach dem Vorgange Unger's (l. c. p. 192) die Töpfe in einen Glascylinder einsetzen, auf dessen abgeschliffenen Rand ein halbirter Glasdeckel angepasst wird, welcher durch eine Oeffnung den oberirdischen Theil der Pflanze in die Atmosphäre ragen lässt. Sind die Töpfe zu gross, so empfiehlt es sich, Zinkkästen zu wählen[5]), welche, wenn sie mit gut schliessendem Deckel versehen sind, einen Gewichtsverlust durch Abgabe von Wasser aus der Erde und den Topfwandungen vermeiden lassen.

Durch das Beschlagen einer über eine Pflanze gestülpten Glocke wird unmittelbar die Wasserverdampfung veranschaulicht, und wenn unter die Glocke ein Gefäss mit Chlorcalcium gebracht wird, so ist aus der Gewichtszunahme dieses die Ausgiebigkeit der Transpiration zu ermitteln. Mit Hülfe dieser Methode kann auch die Transpiration an einzelnen

---

1) Philosophical transactions 1699, Bd. 21, Nr. 253, p. 198.

2) Oeuvres de Mariotte 1717, p. 135.

3) Histoire de l'Académie royale Paris 1748, p. 571.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 362.

5) Mit solchen operirte u. a. Höhnel. (Ueber die Transpirationsgrösse forstl. Holzgewächse 1879, p. 4.)

mit der Pflanze in Verband bleibenden Theilen festgestellt werden, wovon noch weiterhin die Rede sein wird. — Die Messung der Wasseraufnahme kann natürlich nur dann ein annähernd genaues Resultat ergeben, wenn Aufnahme und Ausgabe von Wasser gleich ausfallen; übrigens ist hiervon und von geeigneten Apparaten in § 20—23 geredet worden. Dagegen liefern Gewichtsverlust und Aufsammeln von Wasser genügend genaue Resultate, da die Gewichtsabnahme, resp. Gewichtszunahme, welche eine Pflanze durch Athmung, resp. Produktion organischer Substanz erfährt, in kürzerer Zeit verhältnissmässig gering ist und da ausser den bei den genannten Prozessen in Betracht kommenden Gasen andere Stoffe nicht, oder wenigstens in nur sehr untergeordneter Menge ausgegeben werden. Die kleinen Quantitäten ätherischer Oele und anderer flüchtiger Stoffe, welche thatsächlich manche Pflanzen verlieren, fallen der Regel nach kaum ins Gewicht, und das aufgesammelte Wasser lässt, wie schon Hales und Senebier[1]) fanden, höchstens sehr geringe Mengen fester Bestandtheile beim Verdampfen zurück.

Die Einrichtung der Apparate, welche von Vesque[2]), resp. von Eder[3]) und von Krutizky[4]) angewandt wurden, um die verdampfende, resp. in der Pflanze aufgesogene Wassermenge zu registriren, möge in den Originalarbeiten nachgesehen werden. — Zur Ermittlung der Oberfläche von Blättern oder anderen ebenen Pflanzentheilen kann eine in Quadrate von bekannter Grösse getheilte Tafel aus Glas oder anderem Materiale, oder auch ein entsprechend construirtes Drahtnetz dienen, wobei dann natürlich in den nicht völlig bedeckten Quadraten die Grösse des überdeckten Areales abgeschätzt werden muss[5]). Ebenso gute oder noch bessere Resultate erhält man, indem man ein Blatt auf Papier aufzeichnet und die Fläche des ausgeschnittenen Papierblattes durch Wägung ermittelt, was sehr annähernd möglich ist, sobald man möglichst homogenes Papier anwendet und das Gewicht eines Stückes von bekannter Oberfläche zuvor bestimmt. Um einen Abdruck des Blattes zu erhalten, empfiehlt es sich, dieses auf ein mit etwas Kalibichromat getränktes Papier zu legen und dann einige Zeit dem Lichte zu exponiren. Die allerdings grössere Genauigkeit, welche hinsichtlich der Flächenmessung mittelst eines Planimeters erreicht werden kann, wird wohl selten nöthig sein[6]).

Die Bedeutung von Cuticula und Spaltöffnungen. In § 10 ist mitgetheilt, dass auch sehr stark entwickelte und mit wachsartigen und harzartigen Stoffen reichlich imprägnirte Cuticula immer noch Wasser passiren lässt, und hieraus ergibt sich zugleich, dass solche Cuticula auch noch Wasserdampf abgibt. Dieses lässt sich leicht erweisen, indem man auf die spaltöffnungsfreie Oberseite eines Blattes von Ficus elastica, Ilex aquifolium oder anderer Pflanzen eine kleine Glasglocke mit Glaserkitt oder Klebwachs möglichst dicht aufsetzt. Insbesondere dann, wenn die Transpiration der anderen Blattseite durch Auflegen auf Wasser oder durch Bedecken mit Kitt aufgehoben ist, macht sich die Ausgabe von Wasserdampf aus der stark cuticularisirten Epidermis bald durch Beschlagen der Glocke bemerklich. Ebenso ergibt sich auch aus den weiterhin mitzutheilenden Versuchen Garreau's, in denen die Transpiration beider Blattflächen vergleichend bestimmt wurde, dass spaltöffnungsfreie Cuticula Wasserdampf abgibt, und wenn von diesem Autor für die Blattoberseite von Hedera helix ein negatives Resultat erhalten wurde, so muss dieses zufälligen Verhältnissen zugeschrieben werden, da in der That in der oben angegebenen Weise auch für diese Pflanze die Transpiration aus der Blattoberseite nachzuweisen ist. Welche Umstände es veranlassten, dass Eder[7]) für mit Wachs und Fett imprägnirte Epidermis keine Abgabe von Wasserdampf fand, lasse ich dahingestellt, jedenfalls stimmt dieser Befund nicht mit den Thatsachen überein, welche an völlig turgescenten Blättern leicht constatirt werden können (vgl. auch § 10).

---

1) Physiologie végétale 1800, Bd. IV, p. 80. (Vgl. die Literatur bei Treviranus, Physiologie Bd. I, p. 493.)

2) Annal. d. scienc. naturell. 1868, VI sér., Bd. 6, p. 186.

3) Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf 1875, p. 106. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 72, Abth. 1.

4) Bot. Ztg. 1878, p. 161.

5) Hales, Statik 1748, p. 2; Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 42, p. 195.

6) Flächenmessung mittelst Planimeter wurde ausgeführt von F. Haberlandt, Wiss.-prakt. Unters. aus d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 140.

7) L. c. p. 102.

Die Abgabe von Wasserdampf aus gut entwickelter Cuticula ist freilich relativ gering. Während z. B. ein unverletzter Apfel in einem Versuche J. Boussingault's[1]) 0,005 gr Wasser pro 1 Stunde und 1 qcm Oberfläche transpirirte, verlor ein geschälter Apfel unter denselben Bedingungen 0,277 gr Wasser, also 55mal soviel. Aehnliche Resultate liefern auch Pflaumen und Stammstücke von Cactus, deren im gesunden Zustand geringe Transpiration übrigens zum Theil durch die vorhandenen Spaltöffnungen vermittelt wird. Das Transpirationsverhältniss zwischen geschälten und ungeschälten Aepfeln ist nicht unter allen Bedingungen dasselbe, da nach Just[2]) der geschälte Apfel an eine durch Chlorcalcium trocken gehaltene Luft bei 21° C. 13,2 mal, bei 46° aber nur 5,9 mal soviel Wasser als der ungeschälte Apfel abgab. Es mag dieses Resultat theilweise in dem Schutze begründet sein, welchen die austrocknenden peripherischen Zellwandungen den tieferliegenden Zellen am geschälten Apfel gewähren.

Das schnelle Welken von Wasserpflanzen und Wurzeltheilen lehrt, dass die Cuticula ihre wenig durchlässigen Eigenschaften der Imprägnation mit wachsartigen und harzartigen Stoffen wesentlich verdankt, wie das auch Garreau[3]) hervorhob. Dieser constatirte, dass mit Abwischen der die Benetzung verhindernden Wachsschicht die Durchlässigkeit für flüssiges Wasser gesteigert wird, und gleiches gilt auch nach F. Haberlandt[4]) hinsichtlich der Transpiration. Es verdunsteten nämlich Rapsblätter, deren Wachsüberzug einfach abgewischt war, pro Tag und qdm 4,03, resp. 4,63 gr Wasser, während andere ähnliche Blätter, denen der Wachsüberzug gelassen war, nur 3,6 gr, resp. 3,03 gr Wasser unter denselben Bedingungen abgaben. Unger[5]) erhielt allerdings sogar etwas kleinere Verdampfungswerthe für ein Blatt, dessen Oberseite er mit etwas Alkohol abgewaschen hatte; indess ist auf dieses einzelne Experiment kein besonderer Werth zu legen, da sich zudem ernstliche Bedenken dagegen geltend machen lassen.

Uebrigens transpiriren auch Blattflächen, welche für Wasser nicht benetzbar sind und deshalb flüssiges Wasser nicht aufzunehmen vermögen. Es ist dieses auch leicht verständlich, da, so gut wie durch eine adhärirende Luftschicht, auch durch eine die Benetzung verhindernde Wachsschicht noch gasförmiges Wasser seinen Weg findet, während mit Vermeidung der Adhäsion flüssiges Wasser selbst in enge Poren nicht eindringen kann. Aus Versuchen von Laspeyres[6]) ergibt sich auch, dass Wasserdampf in merklicher Menge durch eine Fettschicht zu dringen vermag, und ebenso lehren Experimente J. Boussingault's[7]), dass mit einer Fettschicht überzogene Blätter noch Wasser abgeben. Voraussichtlich werden auch Bedeckung mit Staub, sowie Behaarung, schon weil dadurch der Luftwechsel verringert wird, die Transpiration herabdrücken. Vielleicht war die Entfernung von Staubtheilchen u. dgl. die Ursache, dass, wie Haberlandt (l. c. p. 130) fand, zuvor in Wasser eingetauchte Blätter schneller eintrockneten, als solche, mit denen eine derartige Operation nicht vorgenommen worden war. Die Behaarung spielt zweifellos bei der Regulation der Transpiration eine Rolle, doch lässt sich nicht sagen, wie weit durch jene die Wasserverdampfung herabgedrückt wird, da entscheidende Versuche fehlen, Vergleichung der Blätter verschiedener Pflanzen, welche u. a. Treviranus[8]) und Unger[9]) als Argumente benutzen, aber nicht maassgebend sein kann.

Die wesentliche Bedeutung der Spaltöffnungen für die Transpiration ergibt sich daraus, dass durchgehends diejenige Blattseite die grösste Wassermenge abgibt, welche am reichlichsten mit Spaltöffnungen besetzt ist. Von den in dieser Richtung angestellten Ver-

---

1) Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 349. — Aehnliche Versuche stellte schon Nägeli an (Sitzungsb. d. Münchner Akad. 1861, I, p. 238, ebenso Eder l. c. — Vgl. auch de Candolle, Physiolog., übers. von Röper Bd. I, p. 90.

2) Beiträge zur Biologie von Cohn 1875, Bd. I, Heft 3, p. 11.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 322.

4) Wissenschaftl.-prakt. Untersuchungen aus d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 156.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 339.

6) Annal. d. Physik u. Chemie 1878, N. F., Bd. 2, p. 478.

7) Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 357.

8) Physiologie 1835, Bd. I, p. 489.

9) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 210.

suchen sind namentlich die von Garreau[1] hervorzuheben. Dieser benutzte zwei gleichgrosse tubulirte Glasglocken, welche, wie es Fig. 21 zeigt, auf die Oberseite, resp. Unterseite desselben Blattes aufgesetzt und mit Hülfe eines aus Wachs, burgundischem Pech und Fett bereiteten Kittes dicht angeschlossen wurden. Mittelst der Korke *s* und *s'* sind offene und mit Oel gesperrte Manometer *m* und *m'* eingesetzt, und in jede Glocke ist ein Schälchen mit Chlorcalcium *c* und *c'* gebracht, aus dessen Gewichtszunahme sich die transpirirte Wassermenge ergibt. Von den zahlreichen Versuchen seien hier folgende mitgetheilt:

	Grösse der transpirirenden Blattflächen qcm	Verhältnisszahl der Spaltöffnungen	In 24 Stunden transpirirtes Wasser gr
Atropa belladonna	40	Oben 10 Unten 55	0,48 0,60
Syringa vulgaris	20	Oben 100 Unten 150	0,30 0,60
Althaea officinalis	20	Oben 20 Unten 110	0,30 0,30
Verbena urticaefolia	40	Oben 0 Unten 100	0,23 0,40
Tilia europaea	20	Oben 0 Unten 60	0,20 0,49
Hedera Helix	20	Oben 0 Unten 90	0,00 0,04



Fig. 21.

Nach Höhnel[2] ändern sich die für Transpiration gefundenen Werthe etwas, wenn die Blätter umgekehrt werden, indem aus naheliegenden Gründen in obiger Zusammenstellung die an die Blattflächen grenzende Luftschicht nicht in gleichem Grade Wasserdampf enthalten wird. Nach unserem Autor sollen, wenn durch die Glocken ein trockener Luftstrom geleitet wird, Zahlen für die Transpiration erhalten werden (es sind diese nicht mitgetheilt), welche einer stärkeren Begünstigung der Transpiration durch die Spaltöffnungen entsprechen. Immerhin aber genügen obige Zahlen, um zu zeigen, dass auch durch die Cuticula Wasserdampf abgegeben wird, und demgemäss schon eine einfache Proportionalität zwischen Zahl der Spaltöffnungen und Transpiration nicht bestehen kann. Dass ebenso eine einfache Beziehung zwischen dem Volumen des luftführenden Intercellularsystems und der Wasserverdampfung aus Blättern nicht erwartet werden darf, ist einleuchtend, und ergibt sich auch aus den bezüglichen, von Unger[3] angestellten Versuchen. Uebrigens wird sich die Transpiration um so mehr durch Spaltöffnungen begünstigt zeigen, je weniger durchlässig die Cuticula ist, und dieses spricht sich offenbar in den von Garreau mit Hedera Helix gewonnenen Zahlen aus, zu welchen bemerkt werden muss, dass thatsächlich die Oberseite des Epheublattes bei kürzerer Versuchsdauer nachweisbare Mengen von Wasserdampf durch-

1 Annal. d. scienc. naturell. 1849, III ser., Bd. 13, p. 336. — Eine ähnliche Methode wurde auch von Unger l. c. p. 327 und in unvollkommener Weise von E. Risler angewandt. Archiv d. scienc. physiqu. et naturell. de Genève 1871, Bd. 42, p. 236.

2 Ueber den Gang d. Wassergehaltes und der Transpiration bei Entwicklung d. Blattes 1878, p. 23. Separatabz. aus Wollny, Forschungen auf d. Gebiete d. Agrikulturphysik Bd. I.

3 Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 342.

lässt. — Nach Versuchen Unger's (l. c. p. 340) hat die Wasserverdampfung einer Blattseite einen merklichen Einfluss auf die Transpiration der anderen Blattseite, doch bedarf diese Angabe kritischer Prüfung, da die bezüglichen Experimente ziemlich mangelhaft sind. Unger setzte nämlich einen Trichter auf nur eine Blattseite auf und fand, dass sich in diesem mehr Wasser condensirte, wenn die andere Blattseite bedeckt war, als wenn sie ungehindert transpiriren konnte.

Die ungleiche Bedeutung der beiden Blattseiten für die Transpiration wurde schon von Guettard[1]) und von Bonnet erkannt. Letzterer legte zwei gleichförmige Blattseiten aufeinander, oder bestrich diejenige Blattseite, welche nicht transpiriren sollte, mit Oel. Nach diesem Princip haben dann fernerhin auch Dehérain[2]), Eder (l. c.) und J. Boussingault[3]) Versuche angestellt, in denen ausser Oel auch feste Fette, Spirituslacke und Collodium zur Anwendung kamen.

In etwas anderer Weise versuchte Merget[4]) die Transpiration zu ermitteln, nämlich indem er Papier mit einem Gemisch aus Eisenchlorür und Palladiumchlorür bedeckte, dessen im trockenen Zustand gelblichweisse Farbe bei Aufnahme von Wasser durch dunkle Töne endlich in schwarz übergeht. Als solches Papier den Blättern angelegt wurde, zeichneten sich die stärker transpirirenden und so namentlich die spaltöffnungsführenden Blattflächen durch schnellere Dunkelfärbung aus.

Die verhältnissmässig schwierige Permeabilität von Korkschichten geht gleichfalls aus Versuchen Nägeli's und Eder's hervor, in welchen, analog wie beim Apfel, die Transpiration unverletzter und von ihrer Schale befreiter Kartoffeln miteinander verglichen wurde. Auch lehren Erfahrungen Eder's, dass eine ältere rissige Korkschicht immerhin noch die Transpiration merklich einschränkt. Die Begünstigung der Transpiration durch Lenticellen, ferner die Fähigkeit von Korkzellwandungen, etwas Wasserdampf durchzulassen, zeigen Experimente G. Haberlandt's[5]), in denen die Transpiration von Zweigen, deren Lenticellen offen waren, und anderen, deren Lenticellen mit Asphaltlack geschlossen waren, vergleichend studirt wurde. Unter diesen Umständen gab z. B. ein Zweig von Sambucus nigra, dessen Lenticellen verklebt waren, 7,66 Proc. seines Wassergehaltes ab, während er ohne die Verschliessung der Lenticellen 10,6 Proc. Wasser abgegeben haben würde. — Einige weitere Angaben über die Bedeutung von Blattnarben für die Transpiration, sowie über Wasserverdampfung aus älteren und jüngeren Zweigen sind bei Wiesner und Pacher[6]), sowie bei Eder (l. c.) zu finden.

Die relativ geringe Transpiration lederartiger Blätter, ferner saftiger Blätter von Crassulaceen, der Stengel von Cactus u. a. ist, wie in den meisten derartigen Fällen, namentlich durch die Qualität der Cuticula und das Fehlen oder die geringe Weite der Spaltöffnungen, erreicht, denen sich als wesentlich maassgebender Faktor, bei massigeren Pflanzentheilen, die im Verhältniss zur Masse geringe Oberfläche zugesellt. Vermöge dieser geringen Transpirationsfähigkeit werden solche Pflanzen geeignet, noch in einem Klima sich zu erhalten, in welchem die Mehrzahl unserer einheimischen Phanerogamen bald durch Austrocknen zu Grunde gehen würden, und es ist ja bekannt, dass ein Cactus oder ein Sempervivum, selbst nach wochenlangem Aufenthalt in trockener Luft, noch nicht durch Wasserverlust getödtet ist, während unter den gleichen Bedingungen eine krautige Pflanze vielleicht schon in 12 Stunden zu Grunde geht.

Mit den Entwicklungsstadien ändert sich die Transpiration. Gleich grosse Blattflächen ergeben nach Höhnel[7]) an ganz jugendlichen Blättern die stärkste Transpiration, diese nimmt dann zunächst etwas ab, um zu einem zweiten, jedoch geringeren Maximum zu steigen, und dann von neuem sich zu vermindern. Das Hauptmaximum erklärt sich aus

1) Histoire de l'Académie royale de Paris 1748, p. 579 u 1749, p. 292.
2) Annal. de scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 12, p. 22.
3) Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 353.
4) Compt. rend. 1878, Bd. 78, p. 293.
5) Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen 1875, p. 17. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 72, Abth. 1.
6) Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 5.
7) Ueber den Gang d. Wassergehaltes und der Transpiration bei d. Entwicklung d. Blattes 1878, p. 28. Separatabz. aus Wollny, Forschungen auf d. Geb. d. Agrikulturphys. Bd. I, Heft 4.

der geringen Ausbildung der Cuticula an jugendlichen Blättern. Während dann aber in Folge der Ausbildung der Cuticula die Transpiration abnimmt, erfolgt das Oeffnen der sich entwickelnden Spaltöffnungen, und diesem Umstand entspringt das erwähnte secundäre Maximum. Aus diesen hauptsächlichen Faktoren findet der bezeichnete Gang der Transpirationsfähigkeit seine naturgemässe Erklärung; doch mögen wohl in manchen Fällen noch andere Umstände mehr oder weniger mitbestimmend und modificirend eingreifen, und so lässt sich nicht sagen, ob die mit Obigem nicht in jeder Hinsicht übereinstimmenden Angaben anderer Autoren[1]) auf mangelhaftere Untersuchungsmethoden oder auf die specifische Eigenschaft der gewählten Objecte zu schieben sind.

Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Transpiration.

§ 25. Da, wie schon früher bemerkt, äussere Einwirkungen sowohl direkt als indirekt auf die Transpiration influiren, so ist der Erfolg nicht nach der Wasserverdunstung zu beurtheilen, welche eine Wasserfläche unter gleichen Umständen ergibt. Allerdings werden alle diejenigen Verhältnisse, welche die Verdunstung an einer freien Wasserfläche steigern, auch eine vermehrte Transpiration aus der Pflanze anstreben, doch ist die thatsächlich transpirirte Wassermenge immer die Resultante aus allen Bedingungen, und demgemäss wird die Transpiration der Pflanze im Allgemeinen in einem andern Verhältniss zunehmen, als an einer freien Wasserfläche. Es ist übrigens durchaus nicht leicht und nicht für alle Fälle ermittelt, welchen Antheil direkte und indirekte Wirkungen an den durch äussere Agentien erzielten Schwankungen der Transpiration haben.

Wir werden hier nur solche Einwirkungen ins Auge zu fassen haben, durch welche eine Tödtung der Pflanzen nicht erzielt wird. Mit der Tödtung wird übrigens die Verdampfung gesteigert, wie schon das schnelle Austrocknen getödteter Pflanzentheile vermuthen lässt, und auch direkte Versuche von Mohl[2]), Nägeli[3]) und Just[4]) lehren. In diesen Versuchen ist indess nicht auseinandergehalten, welcher Antheil einerseits allfälligen Aenderungen in der Cuticula, resp. der Korkschicht, anderseits der Tödtung der Zellen und den damit geschaffenen anderen Verhältnissen zufällt.

Der bedeutende Einfluss, welchen die grössere oder geringere Dampfsättigung der Luft auf die Transpiration hat, ist seit den Beobachtungen von Hales allgemein bekannt. Ohne näher hierauf einzugehen, sei bemerkt, dass u. a. in einem Versuche Unger's[5]) mit zwei gleichartigen Ricinuspflanzen die in einem nahezu dampfgesättigten Raume gehaltene Pflanze ungefähr nur den zehnten Theil der Wassermenge transpirirte, welchen die andere Pflanze in einer Luft verlor, deren Feuchtigkeitszustand 91,5 Proc. betrug. Schon dieserhalb steigert bewegte Atmosphäre die Verdampfung, indem sie bewirkt, dass die durch die

---

1) Literatur: Guettard l. c.; Meyen, Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 102; Fleischmann, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 182; Dehérain, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 12, p. 10; Barthélemy, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1081; Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI sér., Bd. 4, p. 89.

2) Bot. Ztg. 1847, p. 323.

3) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1861, Bd. I, p. 262.

4) Beiträge zur Biologie von Cohn 1875, Bd. I, p. 24.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 203.

Transpiration der Pflanze dampfreicher werdenden Luftschichten schnell durch relativ trockenere Luft ersetzt werden.

Wie der sinkende Wassergehalt einer Pflanze die Transpiration sowohl deshalb herabdrückt, weil mit verringerter Wassermenge die imbibirten Wassertheilchen mit grösserer Kraft zurückgehalten werden, und ausserdem die mit dem Welken erzielte Schliessung der Spaltöffnungen in gleichem Sinne wirksam ist, wurde schon erwähnt. Aus diesen Faktoren erklärt es sich, warum im trockenen Boden die Transpiration sich vermindert, eine Einpressung von Wasser aber dieselbe steigert, warum überhaupt im Allgemeinen eine Zunahme der Transpiration erfolgt, wenn die Wasseraufnahme die Wasserabgabe überwiegt und die Pflanze dieserhalb an Vegetationswasser bereichert wird [1].

In einem dampfgesättigten Raume vermag eine Pflanze natürlich Wasserdampf abzugeben, sobald sie wärmer als die umgebende Luft ist. Als Erfolg der Lebensthätigkeit wird durch Athmungsprozesse eine solche Erwärmung erzielt, welche freilich meist nur gering ist, jedoch, wie später gezeigt wird, zuweilen ansehnlichere Werthe erreicht. In diesem Falle, so von dem Blüthenstand von Arum maculatum und anderer Aroideen, wird in die Luft eine erhebliche Menge von Wasserdampf getrieben, welcher sich an den Wandungen eines umgebenden Gefässes condensirt. Natürlich bringt eine jede andere Erwärmung einen analogen Effekt hervor, und auch Wärme- und Lichtstrahlen müssen in diesem Sinne wirken, wenn sie, was ja häufig eintritt, den Pflanzenkörper mehr als die umgebende Luft erwärmen. Umgekehrt wird die Transpiration herabgedrückt, sobald die Pflanze kühler als die Luft ist, und deshalb die umgebende Atmosphäre der Pflanze gegenüber relativ dampfgesättigt ist. Da die Wasserverdampfung auf eine Abkühlung hinarbeitet, ist dieserhalb ein weiterer Faktor gegeben, welcher für die Regulation der Transpiration in Betracht kommt. Ist die umgebende Luft, in Bezug auf die in der Pflanze gegebenen Zustände, vollkommen dampfgesättigt, so wird wohl sicher Transpiration nicht stattfinden und in allen den Beobachtungen, in welchen eine Wasserverdampfung in einem dampfgesättigten Raume constatirt wurde, war wohl diese relative Dampfsättigung nicht hergestellt [2]. Die Transpiration in einer wirklich dampfgesättigten Luft wird somit immer eine höhere Wärme der Pflanzentheile anzeigen, doch kann die verdampfende Wassermenge nicht ohne weiteres ein höheres Maass für den Temperaturüberschuss in der Pflanze, also auch nicht für die Eigenwärme abgeben [3], da die Wasserverdampfung aus Pflanzen und von einer freien Wasserfläche nicht commensurabel sind.

Die Temperatur der Pflanze und der Luft hat in jedem Falle,

---

1) Vgl. hierüber § 23. — Andere auf unser Thema bezügliche Beobachtungen u. a. bei Mohl, Bot. Ztg. 1847, p. 323; Wiesner u. Pacher, Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 5 (über Abnahme der Transpiration mit sinkendem Wassergehalt); Höhnel, Ueber d. Transpirationsgrösse forstl. Holzgewächse 1879, p. 22 (Einfluss d. Bodenfeuchtigkeit); J. Boussingault, Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 309 (Einpressung von Wasser).

2) Vgl. die Beobachtungen von Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1863, Bd. 48, p. 15 d. Separatabzugs; Eder, ebenda 1875, Bd. 72, p. 328. Ferner Sachs in der unten citirten Arbeit und Knop, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 253.

3) Die Messung der Eigenwärme einer Pflanze aus der verdampfenden Wassermenge wurde vorgeschlagen von Sachs (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 26, p. 326).

wie bei aller Wasserverdampfung, einen direkten Einfluss auf die Transpiration, und ausserdem werden auch mehr oder weniger indirekte Wirkungen in Betracht kommen, z. B. indem Turgor der Zellen, Wasseraufnahme und Wasserbewegung von den Temperaturzuständen abhängen. Uebrigens transpiriren Pflanzen immer noch merklich bei Temperaturen unter Null. Burgerstein[1] konnte für beblätterte Zweige von Taxus baccata bei —10,7° C. eine merkliche Transpiration feststellen, und gleiches fanden Wiesner und Pacher[2] für blattlose Rosskastanienzweige, während die Temperatur dauernd unter Null lag und zuweilen bis —13° C. sank. Der Akt des Temperaturwechsels muss natürlich auch auf die Transpiration influiren, da u. a. Luft und Pflanze nicht gleich schnell dem Gange der Temperatur folgen und eine Ausdehnung der in der Pflanze eingeschlossenen dampfgesättigten Luft die Ausgabe von Wasserdampf begünstigt. Uebrigens wirkt ein Temperaturwechsel in weit höherem Grade auf die Transpiration selbst, als auf die Aufnahme von Wasser in die Pflanze[3].

Die sichtbaren Strahlen des Spektrums müssen, sobald sie in der Pflanze in Wärmebewegung umgesetzt werden, in gleichem Sinne wie eine auf anderem Wege erzielte Erwärmung auf die Transpiration wirken. Ausserdem sind aber noch andere Einflüsse der Beleuchtung auf die Pflanze bekannt, welche sicher nicht spurlos an der Transpiration vorübergehen. Ich erinnere an die mit der Beleuchtung variable Weite der Spaltöffnungen, an die täglichen Aenderungen der Gewebespannung und an den durch Kohlensäurezersetzung in beleuchteten grünen Pflanzen veranlassten Gasaustausch. Nach den bis dahin vorliegenden Untersuchungen ergibt sich als Resultante eine Vermehrung der Transpiration mit der Beleuchtung, eine Verminderung im Dunklen, doch ist die Differenz nicht sehr ansehnlich, so lange nur diffuses Licht in Betracht kommt. Bei direkter Besonnung aber wird die ansehnlich gesteigerte Transpiration wesentlich eine Folge der Erwärmung des Pflanzenkörpers sein. Ausser diesen Effekten, welche auch an ausgewachsenen Pflanzentheilen zu Stande kommen, werden Ausbildung und Eigenschaften der Pflanzentheile und damit deren Transpirationsfähigkeit durch die während der Entwicklung herrschenden Beleuchtungsverhältnisse beeinflusst. So transpiriren etiolirte Pflanzen, wie schon Dutrochet bemerkte und Wiesner[4] bestätigte, stärker als im Licht erwachsene Pflanzen, offenbar weil im Dunklen die Zellwandungen eine qualitativ andere Beschaffenheit annehmen[5]. Aus gleichem Grunde wird es auch zu erklären sein, dass, wie Höhnel[6] fand, im Schatten erwachsene Topfpflanzen späterhin unter gleichen Bedingungen mehr Wasserdampf ausgeben, als bei stärkerer Beleuchtung erzogene Pflanzen derselben Art.

Lichteinfluss. Die älteren Versuche von Guettard, Duhamel, Senebier, de Candolle über den Einfluss des Lichtes auf die Transpiration sind nicht derartig ausgeführt, dass sie als Beweis für die Vermehrung der Wasserverdampfung in diffusem Licht angesehen wer-

1) Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 6. 2) Ebenda 1873, Nr. 5.

3) Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 6, p. 169.

4) Unters. über d. Einfluss d. Lichtes u. d. strahlenden Wärme auf die Transpiration 1876, p. 21. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 74, Abth. I.

5) Näheres G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Botanik 1869—70, Bd. 7, p. 232.

6) Ueber d. Transpirationsgrösse d. forstl. Holzgewächse 1879, p. 21.

den können[1]). Dagegen lassen über eine solche Steigerung der Transpiration die von Daubeny[2]) und Miquel[3]) angestellten Experimente kaum einen Zweifel, und in jüngerer Zeit ist diese Thatsache namentlich von Baranetzky[4]) und Wiesner (l. c.) festgestellt worden. Aus diesen letzteren Experimenten geht hervor, dass auch dann im Lichte die Transpiration stärker ausfällt, wenn das in Luft hängende Thermometer keine Erhöhung der Temperatur anzeigt, oder gar, wie das Wiesner beobachtete, etwas tiefer als im Dunklen steht. Die von 100 qcm Fläche und pro Stunde abgegebene Wassermenge ist in folgender Tabelle nach Versuchen Wiesner's (l. c. p. 21) mitgetheilt.

	Im Finstern	Im diffusen Tageslicht	Im Sonnenlicht
Pflanze von Zea Mais (etiolirt)	106 mgr	112 mgr	290 mgr
» » » » (grün)	97 »	114 »	785 »
Blüthe von Spartium junceum	64 »	69 »	174 »
» » Malva arborea . .	23 »	28 »	70 »

In diesen Versuchen wurde die Maispflanze mit ihrer Wurzel, der Blüthenstand, resp. die Einzelblüthe mit dem abgeschnittenen Stengel in Wasser gestellt, welches zur Vermeidung von Verdunstung mit einer Oelschicht bedeckt war. Die Transpiration wurde aus dem Gewichtsverlust bestimmt, und um Fehler durch Erschütterungen zu vermeiden, verblieb das Gefäss während eines Versuches auf der Wage.

Im Näheren bemerkt noch Wiesner, dass die Transpiration allmählich auf einen constanten Werth herabging, wenn zuvor beleuchtete Pflanzen verdunkelt wurden, während bei Beleuchtung zuvor finster gehaltener Pflanzen die Wasserdampfabgabe zunächst auf einen höheren Werth stieg, um dann nach einiger Zeit auf eine constant bleibende Grösse zurückzugehen. Analoges wurde für alle oben genannten Objekte gefunden, und auch dann war das Ergebniss ein ähnliches, wenn statt vollkommener Verdunklung nur eine partielle Lichtentziehung in Anwendung kam. Nach Baranetzky wurden bei in kürzeren Intervallen wiederholtem Wechsel von Beleuchtung und Verdunklung die Transpirationsunterschiede immer geringer, und ausserdem fielen diese Unterschiede für ältere Blätter ansehnlicher aus, als für junge Blätter derselben Pflanze.

Welche Wirkungen des Lichtes speziell in den genannten Versuchen mitspielten, ist nicht zu sagen. Bei den oben mitgetheilten Experimenten mit Mais würde indess eine veränderte Weite der Spaltöffnungen nicht in Betracht kommen, da diese nach Wiesner an etiolirten und an grünen Pflanzen geschlossen waren. Dass die Umsetzung von Lichtstrahlen in Wärme bei der Steigerung der Transpiration im Lichte eine Rolle mitspielt, folgert Wiesner weiter aus seinen Versuchen im objektiven Spektrum und hinter farbigen Lösungen. In diesen Experimenten ergab sich im Allgemeinen eine stärkere Transpiration, wenn Strahlengruppen auf die Pflanze wirkten, welche in dieser geschwächt, resp. ausgelöscht wurden, als dann, wenn die auffallenden Strahlen nicht wesentlich in der Pflanze absorbirt wurden. Indem ich im Nähern auf das Original verweise, bemerke ich noch, dass Wiesner mit grünen Pflanzen (Mais, Taxuszweigen) operirte, und dass für solche, wie auch für farbige Blüthen, Comes[5]) zu gleichem Resultate kam. Die Experimente Daubeny's (l. c.), Dehérain's[6]) und Risler's[7]), nach welchen die stärkste Transpiration von den gelben Strahlen angeregt wird, sind nicht mit solcher Sorgfalt angestellt, dass ihnen grösseres Gewicht beigelegt werden müsste.

---

1) Die Literatur ist behandelt von A. Burgerstein, Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration 1876, p. 2. Separatabz. aus d. XII. Jahresb. d. Leopoldstädter Obergymnasium zu Wien.
2) Philosophic. Transact. 1836, I, p. 159.
3) Annal. d. scienc. naturell. 1839, II sér., Bd. 11, p. 43.
4) Bot. Ztg. 1872, p. 97.
5) Botan. Centralblatt 1880, p. 121.
6) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 12, p. 23.
7) Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. de Génève 1871, N. F., Bd. 42, p. 244.

Erschütterungen. Von nicht unerheblichem Einfluss auf die Transpiration sind, nach Untersuchungen Baranetzky's[1]), Erschütterungen der Pflanze. Durch eine vorübergehende Erschütterung wird die Transpiration ansehnlich gesteigert, ist dann aber an der wieder der Ruhe überlassenen Pflanze in der folgenden Zeit geringer als vor der Erschütterung, um allmählich wieder auf die zuvorige Höhe zu steigen. Schon eine nur 1 Secunde dauernde Erschütterung brachte eine ansehnlich vermehrte Wasserausgabe hervor, wenn die Pflanze zuvor in Ruhe gelassen worden war, während sich ein nur geringer Gewichtsverlust der Pflanze ergab, wenn nach kurzer Pause von neuem erschüttert wurde, und bei öfterer Wiederholung dieser Operation wurde die Transpiration durch die weiter folgenden Erschütterungen wenig oder gar nicht gesteigert. Dabei war die Transpiration dauernd geringer, als an den in Ruhe gelassenen Pflanzen, wenn in etwa $^1/_4$stündigen Intervallen immer wieder von neuem erschüttert wurde. Um einen merklichen Effekt zu erzielen, genügen nach Baranetzky schon sehr geringe Stösse, doch konnte Wiesner[2]) eine Vermehrung der Transpiration durch so geringe Erschütterungen, wie sie bei vorsichtigem Wiegen zu Stande kommen, nicht bemerken, als er mit jungen Maispflanzen und mit Zweigen von Taxus baccata operirte. — Nach diesen Erfahrungen zu urtheilen, wird unter den natürlichen Wachsthumsverhältnissen zwar der Gang, aber kaum die Ausgiebigkeit der Transpiration durch Erschütterungen wesentlich beeinflusst werden.

Obige Erfolge hängen offenbar mit den Zustandsänderungen zusammen, welche sich durch eine Erschlaffung krautiger Pflanzentheile kund geben, wenn diese einigemal kräftig hin- und hergeschüttelt werden, eine Erschlaffung, welche nach einiger Zeit an den in Ruhe gelassenen Pflanzen wieder ausgeglichen wird. Nach der Ansicht Baranetzky's dürfte die verminderte Transpiration bei dauernder Erschütterung erzielt werden, indem die Spaltöffnungen auf geringerer Oeffnungsweite verharren, während die durch eine einmalige Erschütterung plötzlich gesteigerte Abgabe von Wasserdampf eine Folge davon wäre, dass Intercellularräume stellenweise comprimirt und dampfgesättigte Luft ausgepresst wurde.

Als Beispiel sei hier ein Versuch Baranetzky's mitgetheilt, welcher mit einem in Wasser stehenden beblätterten Stengel von Inula helenium ausgeführt wurde.

Zeit der Beobachtung (Morgens)		Transpirationsmenge gr	Lufttemperatur °C.	Luftfeuchtigkeit %
7 U. 40 M. – 8 » 10 »	ruhig	0,50	22,1	76
8 » 10 » – 8 » 40 »	ruhig	0,52	22,2	76
8 » 40 » – 9 » 10 »	erschüttert	0,68	22,4	76
9 » 10 » – 9 » 40 »	ruhig	0,47	22,5	76
9 » 40 » – 10 » 10 »	ruhig	0,55	22,7	77
10 » 10 » – 10 » 40 »	ruhig	0,54	22,9	76
10 » 40 » – 11 » 10 »	erschüttert	0,59	23,1	76
11 » 10 » – 11 » 40 »	ruhig	0,45	23,3	75
11 » 40 » – 12 » 10 »	ruhig	0,52	23,4	76

1) Bot. Ztg. 1872, p. 89. 2) L. c. (1876) p. 10.

Einfluss von Salzlösungen. Die Transpiration hängt auch von der Qualität der Lösungen ab, aus welchen eine Pflanze ihr Wasser aufzunehmen hat, und begreiflicherweise werden je nach Umständen verschiedene Erfolge beobachtet. Während eine zu hohe Concentration einer Lösung in jedem Falle die Transpiration herabdrückt, weil durch dieselbe, so gut wie durch einen relativ wasserarmen Boden, die Wasserversorgung der Pflanze erschwert wird, bringen auch noch verdünnte Lösungen spezifische Wirkungen hervor, welche natürlich in gegebenen Fällen mit den von der Concentration abhängigen Effekten combinirt zur Geltung kommen. Wie Sachs[1]) erkannte, rufen sehr verdünnte Säuren eine Verlangsamung, verdünnte Alkalien eine Beschleunigung der Transpiration hervor. Es wurde dieses dann durch ausgedehntere Untersuchungen von Burgerstein[2]) bestätigt, welcher einerseits Weinsäure, Oxalsäure, Salpetersäure, Kohlensäure, anderseits Kali, Natron, Ammoniak verwandte und zwar in Lösungen, welche 0,15 bis 0,3 Procent je eines der genannten Körper enthielten, also theilweise wohl bei längerer Versuchsdauer der Pflanze schädlich werden mussten.

War in dem dargebotenen Wasser nur ein Salz gelöst, so fand Burgerstein bei sehr verdünnten Lösungen die Transpiration ansehnlicher, als bei Anwendung von reinem Wasser, während dieselbe verlangsamt wurde, wenn die Concentration 0,5 Proc. und mehr betrug. In Nährstofflösungen hingegen wurde immer eine Hemmung der Transpiration beobachtet, auch wenn die Lösung nur 0,05 Proc. feste Stoffe enthielt, und zwar war die Wasserverdampfung im Allgemeinen um so mehr vermindert, eine je höhere Concentration die Lösung besass. Bei Versuchen mit einem einzelnen Salze wurde der gleiche Erfolg sowohl dann erzielt, wenn die Lösung für die Ernährung der Pflanze nothwendige anorganische Körper erhielt (Kalinitrat, Magnesiasulfat u. a.), als auch dann, wenn Körper gelöst waren, welche die Pflanze nicht nothwendig bedarf (Chlornatrium, Chlorstrontium). Die unbefriedigenden Resultate mit Chlorlithium und Chlorbaryum (Burgerstein, l. c. II, p. 29) müssen offenbar der schädlichen Wirkung dieser Stoffe auf die Pflanze zugeschrieben werden. Es ist deshalb aber auch auf einige wenige Versuche Burgerstein's kein Gewicht zu legen, in welchen Gemische von Chlornatrium, Chlorlithium und Chlorstrontium benutzt wurden, und in denen thatsächlich weder derselbe Erfolg, wie durch ein einzelnes zur Ernährung nicht nöthiges Salz, noch wie durch eine Nährlösung erzielt wurde.

Nach diesen und anderen von Burgerstein gewonnenen Resultaten wirkt allerdings ein einzelnes Salz anders als eine Nährlösung auf die Transpiration, ohne dass sich eine bestimmte Erklärung dafür zur Zeit geben liesse. Da es sich um Effekte handelt, welche schon nach kurzer Zeit eintreten, so kann die Ursache der beobachteten Erfolge nicht in einer von Ernährungsbedingungen abhängigen Ausbildung gesucht werden, sondern es müssen spezifische Beeinflussungen in Pflanzentheilen zu Wege kommen, welche an Nährstoffen jeder Art

---

1) Versuchsstat. 1859, Bd. I, p. 203. — Die Begünstigung der Transpiration durch Säure gibt schon Senebier (Physiol. végét. Bd. IV, p. 77) an, der indess auch den Alkalien eine beschleunigende Wirkung zuschreibt.

2) Untersuchungen über die Beziehung der Nährstoffe zur Transpiration, I. Reihe, 1876. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 73, Abth. I. — Die II. Reihe ebenda 1878, Bd. 78, Abth. I.

keinen Mangel leiden. — In welchem Sinne die in einer fruchtbaren Erde gebotenen Lösungen vermöge ihrer Qualität die Transpiration der Pflanzen beeinflussen, ist noch nicht bekannt, wobei ich natürlich davon absehe, dass eine concentrirtere Lösung auch innerhalb des Bodens eine Verlangsamung der Wasserverdampfung erzielt[1].

Die Versuche von Burgerstein wurden, mit übrigens gleichem Resultate, an bewurzelten Pflanzen und an abgeschnittenen Zweigen angestellt. In beiden Fällen war durch eine Oelschicht oder durch einen Korkverschluss eine Verdampfung des in einem kleinen Glascylinder befindlichen Wassers vermieden, in welches die Wurzeln, resp. die Schnittflächen eintauchten. Der Transpirationsverlust wurde durch Wägung ermittelt. Aus den zahlreichen Versuchen theile ich hier nur die in einem vergleichenden Experimente mit 4 möglichst gleichartigen Maispflanzen erhaltenen Zahlen mit. Während die Temperatur der Luft zwischen 16,7° C. und 18° C. schwankte, betrugen die in 103 Stunden verdampften Wassermengen, ausgedrückt in Procenten des Frischgewichtes der Pflanzen, wie folgt:

Nährstofflösung	Destill. Wasser	Kalinitrat	Ammoniumnitrat.
247,4.	264,17.	283,2.	334,2.

Die Nährstofflösung war eine zu Wasserkulturen geeignete Lösung, und von den Nährstoffen, wie von den genannten Salzen, befand sich je 0,1 Procent fester Körper in den Versuchsflüssigkeiten.

Die Transpiration unter normalen Vegetationsbedingungen.

§ 26. Unter den im natürlichen Entwicklungsgang gebotenen Verhältnissen unterliegt die Wasserverdampfung, so gut wie die influirenden äusseren Faktoren, stetigen Veränderungen, welche ausserdem auch durch die mit fortschreitender Entwicklung einer Pflanze vergrösserte Oberfläche und die veränderte Qualität der transpirirenden Organe herbeigeführt werden. Entsprechend unseren klimatischen Verhältnissen, macht sich in dem Gange der Transpiration eine jährliche Periode geltend, welche begreiflicherweise auch für die sich im Winter nicht entlaubenden Bäume besteht. Gänzlich erlischt freilich, aus früher angeführten Gründen, die Transpiration der mit oberirdischen Theilen perennirenden Pflanzen selbst in einem kalten Winter nicht, doch ist sie für immergrüne Pflanzen so gering, dass u. a. nach Versuchen Guettard's[2] eine Cypresse in 6 normalen Sommertagen weit mehr Wasser verdunstete, als in einem ganzen Wintermonat. — Im Laufe eines Tages spielt sich aus nahe liegenden Gründen die Transpiration gewöhnlich so ab, dass am Tage mehr Wasser als in der Nacht verdampft wird, und besonders bei hellem und warmem Wetter grosse Differenzen zwischen täglicher und nächtlicher Wasserverdampfung bestehen[3].

Eine von äusseren Verhältnissen unabhängige tägliche oder in kürzeren Intervallen sich abspielende Periodicität konnten Baranetzky[4], Barthélemy[5] und Eder[6] nicht bestimmt bemerken, doch lässt sich wohl erwarten, dass in

1) Einige bezügliche Beobachtungen bei Sachs, l. c., p. 266.

2) Histoire de l'Académie royale 1749, p. 291. Ueber Transpiration d. Nadelhölzer im Winter vgl. Hartig, Bot. Ztg. 1861, p. 20.

3) Belege hierfür schon bei Hales. Ferner u. a. bei Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 214; F. Haberlandt, Wissensch.-prakt. Unters. 1877, Bd. 2, p. 151; J. Boussingault, Agronom., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 299.

4) Bot. Ztg. 1872, p. 107. 5) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1081.

6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 374.

freilich äusserst geringem Grade auch die Transpiration variirt, wenn aus inneren Ursachen sich in der Pflanze Zustandsänderungen vollziehen, welche, wie z. B. die autonomen Bewegungen mancher Pflanzenblätter, sich kaum ohne jede Spur einer Beeinflussung der Wasserverdampfung abspielen werden.

Unter günstigen Verhältnissen verdunsten Pflanzen sehr viel Wasser, wie aus den an verschiedenen Stellen mitgetheilten Zahlen zu ersehen ist. Ich erwähne hier u. a. noch, dass Hales (l. c. p. 2) den Wasserverlust einer Sonnenrose mit einer Blattfläche von 90 Quadratfuss während 12 Stunden eines trockenen Tages zu $1^7/_8$ Pfund bestimmte. Unter den krautigen Culturpflanzen transpirirt nach Haberlandt (l. c. p. 151) der Hanf ziemlich stark, da für 1 qdcm Oberfläche der Transpirationsverlust in 24 Stunden 9,3 gr betrug, während für gleiche Zeit und Fläche gleichzeitig Erbsen 2,51 gr, Hopfen 4,31 gr Wasser verdunsteten. Hierbei ist übrigens die gesammte Oberfläche der oberirdischen Pflanzentheile in Rechnung gezogen, und sind die Versuche unter natürlichen Verhältnissen angestellt worden. Unter Zugrundelegung der so experimentell an einzelnen Pflanzen bestimmten Werthe würde nach Haberlandt (l. c. p. 158) die ganze im Laufe einer Vegetationsperiode von einer Pflanze verdunstete Wassermenge betragen für Mais 14 kgr, für Hanf 27 kgr, für Sonnenblumen 66 kgr, wenn die Vegetationsdauer zu 173, 140, resp. 140 Tagen angenommen wird. Da diese Berechnung nur veranschaulichen soll, welche grosse Wassermengen eine Pflanze mit der Zeit verdunstet, so hat es keine Bedeutung, dass schon die Methode, nach welcher jene Zahlen gewonnen sind, sehr grosse Fehler zulässt. Das gilt auch für andere derartige Calculationen, von denen ich noch erwähne, dass nach Höhnel[1]) ein Hektar eines 115jährigen Buchenhochwaldes vom 1. Juni bis 1. December 2,4 bis 3,5 Millionen Kilo Wasserdampf abgeben würde.

Bei Ermittlung der von Höhnel angeführten Zahlen ist versucht, dem Umstand Rechnung zu tragen, dass für die einzelnen Theile einer Pflanze die äusseren Transpirationsbedingungen nicht gleich günstig sind, und insbesondere in geschlossenen Beständen die Transpiration wesentlich geringer, als für eine isolirt stehende Pflanze ausfallen muss. Der Vernachlässigung dieser Verhältnisse halber dürften die von Haberlandt (l. c. p. 147) angeführten Werthe zu hoch sein, nach welchen ein mit Hafer bepflanzter Hektar in einer Vegetationsperiode 2 277 760 kgr, ein Hektar Gerstenpflanzen 1 236 710 kgr Wasser transpiriren soll, Mengen, welche das Areal eines Hektares mit einer 227,8, resp. 123,7 mm hohen Wasserschicht bedecken würden[2]). Uebrigens kann man aus diesen Zahlen ersehen, dass die in unserem Klima auf eine Fläche fallenden Regenmengen weit ansehnlicher sind, als der Transpirationsverlust der auf bebautem Felde wachsenden Pflanzen. Auch sind die oben für Buchenwald angeführten Werthe kleiner als die Niederschlagsmenge, welche in den genannten Monaten in Deutschland gebildet zu werden pflegt, so dass mit Berücksichtigung des Winters durch die Transpiration weit weniger Wasser verbraucht, als durch Regen zugeführt wird.

---

1) Ueber die Transpirationsgrösse d. forstlichen Holzgewächse 1879, p. 42.

2) Anderweitige Literatur über dieses Thema ist u. a. in den Schriften Höhnel's und Haberlandt's angegeben.

Abschnitt III. **Ausscheidung von flüssigem Wasser.**

§ 27. Ausscheidung von flüssigem Wasser ist eine im Pflanzenreich nicht seltene Erscheinung, die entweder schon an intakten Pflanzentheilen oder erst durch Verletzungen zu Stande kommt. In letzterem Falle liegt das bekannte Phänomen des Blutens oder des Thränens vor, ohne Verletzung aber vermögen Nektarien, Wasserspalten an Blättern und anderen Pflanzengliedern, auch einzellige Pflanzen (Mucorineen) Wasser zu secerniren. Während bei der Ausscheidung aus Wasserspalten und beim Bluten das im Innern der Pflanzen in Intercellularen, in Gefässen u. s. w. unter Druck gesetzte Wasser an den Orten geringsten Widerstandes hervorgepresst wird, treibt keine vis a tergo das Wasser in die Nektarien. Vielmehr saugen die in diesen vorhandenen löslichen Stoffe Wasser aus dem angrenzenden Gewebe in analoger Weise, wie es eine Zuckerlösung thut, die auf die Oberfläche eines turgescenten und permeablen Gewebes gebracht wird (§ 10). Deshalb dauert auch die Secretion in Nektarien bei einem gewissen Wassermangel in der Pflanze fort, während Blutung und Ausscheidung aus Wasserspalten nur bei höchster Turgescenz zu Wege kommt.

Die Vorbedingung für Bluten und Austritt von Flüssigkeit aus Wasserspalten wird geschaffen, indem lebendige Zellen in Intercellularräume, in Gefässe, überhaupt in todte Elementarorgane Wasser einpressen. Dieses ist somit eine osmotische Leistung lebendiger Zellen, welche in spezifischen Eigenschaften begründet und, soweit sich beurtheilen lässt, von der Existenz osmotisch wirksamer Stoffe ausserhalb der activen Zellen unabhängig ist. Allerdings werden die in die Zellwand imbibirten und in der umspülenden Flüssigkeit gelösten Stoffe einen gewissen Einfluss auf das besagte Phänomen geltend machen, und in manchen Fällen ist es noch unentschieden, ob die Ursache eines beobachteten Wasseraustrittes eine osmotische Saugung oder eine aktive Pressung ist. Mit diesen Bezeichnungen können wir die Vorgänge bezeichnen, je nachdem die Zelle vermöge innerer Qualitäten Wasser einseitig hervortreibt oder ein solcher Austritt, wie in den Nektarien, durch ausserhalb der Zelle befindliche lösliche Stoffe vermittelt wird. Aus der einfachen Thatsache des Hervortretens von Wasser aus Spalten und Wunden lässt sich natürlich nicht entnehmen, auf welche Weise im Inneren der Pflanze der nothwendige Druckzustand in den bezüglichen Räumen zu Stande kommt. Ohne indess zunächst auf die Causalität dieser Spannung einzugehen, soll im Folgenden das von einer vis a tergo abhängige Hervortreiben von Wasser aus Wunden und natürlichen Ausführungsgängen behandelt werden.

Das Bluten aus verletzten Pflanzentheilen.

§ 28. Unter Bluten oder Thränen wird hier speziell das Hervorpressen von Wasser aus Wundstellen verstanden, mögen diese nun durch Abschneiden des Hauptstammes, der Aeste, der Blätter, der Wurzeltheile oder durch Anbringen eines Bohrloches hergestellt worden sein. Zu solchem Bluten sind zwar viele, jedoch keineswegs alle Phanerogamen befähigt, sofern in denselben eine genügende Sättigung mit Wasser erreicht ist. War diese nothwendige Vorbedingung

durch entsprechende Hemmung der Transpiration erfüllt, so kann sogleich mit der Verwundung Wasser ausfliessen, und dieserhalb thränt der Weinstock aus Wunden, welche im Frühjahr vor Entfaltung der Blätter angebracht wurden. Besteht dagegen, wie es in lebhaft transpirirenden Pflanzen allgemein zutrifft, ein gewisser Wassermangel in der Pflanze, so saugt ein Aststumpf, ein Bohrloch u. s. w. zunächst und öfters erhebliche Wassermengen ein, ehe das Bluten beginnt, welches natürlich nie zu Stande kommt, wenn die Transpiration zu lebhaft fortdauert.

Obiger Zusammenhang, somit auch die Fähigkeit, mit Hemmung der Transpiration im Sommer zu bluten, wurde von Hofmeister[1]) richtig erkannt. Dieser wies auch Blutung an verschiedenen krautigen Pflanzen nach, während Ray[2]), welcher das Phänomen zuerst beobachtete, und Hales[3]), der es im Näheren kennen lernte, mit Holzpflanzen operirte. Diese und andere Forscher verlegten die Ursache des Blutungsdruckes allein in die Wurzeln, in denen Blutung allerdings zu Stande kommt, wie die positiven Resultate mit Stammstümpfen und einzelnen Wurzeln lehren[4]). Indess besitzen gleiche Fähigkeit auch oberirdische Stengel und überhaupt andere Pflanzenglieder in ausgedehnter Weise, wie von Pitra[5]) nachgewiesen wurde. In der That muss ja innerhalb der Pflanze ein Blutungsdruck nothwendig auch dann ausgebildet werden, wenn sogar nur im Stengel Wasser in Gefässe, Intercellularräume u. s. w. getrieben wird[6]).

Thatsächlich fand Pitra ein Hervortreten von Wasser aus der Schnittfläche beblätterter Zweige, die in Wasser getaucht waren, während die Schnittfläche aus diesem hervorsah. Durch Ansetzen eines Steigrohres an letztere konnte sowohl die Ausflussmenge, als auch die Höhe bestimmt werden, bis zu welcher der Blutungsdruck Flüssigkeit zu treiben vermochte. In dieser Weise wurde ein positives Resultat mit den verschiedensten Pflanzen erhalten, u. a. mit beblätterten Zweigen von Pinus sylvestris, Quercus robur, Prunus cerasus u. a., ferner u. a. mit jungen Fruchtständen von Sorbus aucuparia und Rumex crispus. Nach letzterem Beispiel fehlt auch in krautigen Pflanzen solche Blutungsfähigkeit nicht.

Da die Flüssigkeit an den Orten geringsten Widerstandes hervorgetrieben wird, müssen, um das Phänomen beobachten zu können, diese aus dem Wasser hervorragen. Es ist deshalb leicht verständlich, warum eine Blutung sehr gewöhnlich nicht beobachtet wird, wenn eine andere Schnittfläche des Zweiges sich im Wasser befindet, denn nun vermag an dieser das in Gefässe und Intercellularräume eingepresste Wasser auszufliessen. Anderseits unterbleibt natürlich das Bluten, wenn nicht genügend Wasser in die Pflanze eintreten kann,

---

1) Flora 1858, p. 1. Ebenso in Bericht d. Sächs. Akad. zu Leipzig 1857, Bd. 9, p. 149.

2) Histor. plantar. 1686, Bd. 1, p. 8. 3) Statik 1748.

4) Derartige Versuche bei Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 201, u. bei Dassen, Froriep's neue Notizen 1846, N. F., Bd. 39, p. 133, ferner bei Hofmeister.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1877, Bd. 11, p. 437. — Vielleicht gehört dahin auch die Beobachtung von Sachs (Lehrb. IV. Aufl., p. 660), dass junge, mit einem Ende in feuchten Sand gesteckte Grashalme aus der anderen, in Luft ragenden Schnittfläche Wassertropfen ausschieden.

6) Von Brücke (Annal. d. Phys. u. Chem. 1844, Bd. 63, p. 203 u. 206) wurde zuerst hierauf hingewiesen.

und innerhalb kam jenes in Experimenten Pitra's nicht zu Wege, wenn die mit bekanntlich wenig permeabeln Korkschichten versehenen Zweige der oben genannten u. a. Baumpflanzen unbeblättert in Wasser eingetaucht wurden, nachdem die in diesem befindliche Schnittfläche verschlossen war. Die mangelhafte Wasserzufuhr wurde als Ursache des negativen Erfolges dadurch festgestellt, dass ein Bluten eintrat, wenn die untere Schnittfläche verschlossen blieb, durch Wegnahme eines Rindenringes aber Wasseraufnahme in den entblössten Holzkörper und in die Wundstelle der Rinde ermöglicht war. Bei Versuchen mit beblätterten Zweigen hatten also die Blätter jedenfalls Wasser von Aussen aufzunehmen, doch vermögen dieselben auch selbst Blutungsdruck in gegebenen Fällen erzeugen. Einige Experimente Pitra's mit Blättern von Sorbus aucuparia und Acacia lophantha ergaben freilich nur sehr geringen Wasseraustritt aus der über Wasser hervorragenden Schnittfläche des Blattstieles, während die beblätterten Zweige dieser Pflanzen ansehnlich bluteten. Hier muss also wesentlich in den Zweigen ein Blutungsdruck erzeugt worden sein, und dass auch der Holzkörper allein dieses vermag, folgt aus Versuchen Pitra's, in denen Blutung an dünneren Zweigen, nach gänzlicher Entfernung der Rinde, wiederholt zu Stande kam.

Am Blutungsdruck sind die verschiedenen Glieder einer Pflanze und innerhalb dieser sicher wieder die einzelnen Zellen in spezifisch ungleichem Grade betheiligt. Während in manchen Pflanzen Wurzel und Stengel zusammenwirken, erzeugen in anderen nur die Wurzel oder nur der Stengel Blutungsdruck. Letzteres constatirte Pitra unter 33 untersuchten Species für 7 Arten (Taxus baccata, Picea alba, Pittosporum tenuifolia, Buxus sempervirens u. s. w.), nur in Pittosporum Tobira fand der genannte Forscher eine Pflanze, bei der allein die Wurzel, nicht aber der Stengel blutete. In 7 Pflanzenarten war der nach der Hubhöhe des Wassers im Steigrohr bemessene Blutungsdruck entweder im Stengel oder in der Wurzel ansehnlicher. 8 Species zeigten endlich weder im Stengel noch in der Wurzel Blutung. Auch Clark[1]), sowie Horvath[2]) vermissten Blutung an verschiedenen decapitirten Pflanzen; Letzterer erhielt u. a. ein solches negatives Resultat mit Syringa vulgaris, Sambucus nigra, Hedera helix, Humulus lupulus.

Indess bringen offenbar individuelle oder mit Entwicklungsstadien zusammenhängende Verhältnisse es mit sich, dass dieselbe Pflanzenart das einemal blutend, das anderemal nicht blutend gefunden wird. Wenigstens ergab in Experimenten, welche Herr Wilson im Tübinger Institute ausführte, eine Topfpflanze von Ampelopsis quinquefolia, übereinstimmend mit Horvath's Angabe, keinen Blutungsdruck für das Wurzelsystem, während zu gleicher Zeit in einem anderen Exemplar der Blutungsdruck einer Quecksilbersäule von ungefähr 20 cm Höhe entsprach[3]). Individuelle Differenzen mögen wohl auch die Ursache sein, dass Dutrochet noch an kurz abgeschnittenen Wurzelspitzen des Weinstocks Blutung fand, während jene und auch junge Seitenwurzeln nach Hofmeister nicht bluten sollen.

---

1) Flora 1875, p. 568. 2) Beiträge zur Lehre üb. d. Wurzelkraft 1877, p. 57.
Angabe Hofmeister's (Flora 1862, p. 118), dass Coniferen überhaupt nicht bluten, deren Erfahrungen nicht.

Zur Messung des Blutungsdruckes kann der in Fig. 22 dargestellte Apparat dienen. Dem Stengelstumpf *s* (oder der Schnittfläche eines beblätterten Stengels) ist mittelst Kautschuks, der gut mit Draht umwickelt werden muss, das Glasrohr *t* angepasst, in welches mittelst eines Kautschukkorkes das mit Quecksilber gefüllte Manometer *m* eingesetzt ist. Nachdem in das Rohr *t* Wasser gegossen ist, wird mittelst eines Kautschukkorkes das in eine Capillare ausgezogene Glasrohr *g* eingesetzt und die Capillarspitze so abgeschmolzen,

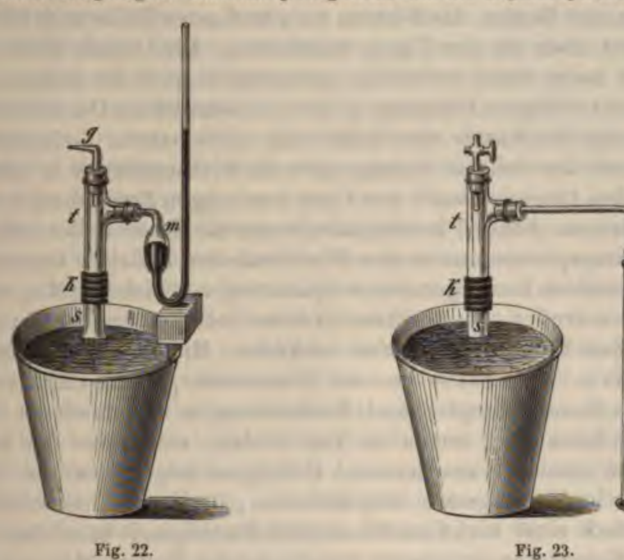


Fig. 22. Fig. 23.

dass keine Luft im Apparat bleibt. Durch Herunterschieben von *g* kann man eventuell das Quecksilber im Manometer steigen machen und so die Erreichung der endlichen Druckhöhe beschleunigen. Statt *g* kann man auch vortheilhaft einen Glashahn anwenden, wie es in Fig. 23 geschehen ist. In Fig. 23 ist, um die Ausflussmenge zu bestimmen, anstatt des Manometers das abwärts gebogene Rohr *r* eingefügt, welches die Blutungsflüssigkeit in den Messcylinder *b* führt, der durch den Kork *a* nicht luftdicht geschlossen ist. Zur Demonstration des Blutens aus Stammstümpfen geeignete Pflanzen sind u. a. Dahlia variabilis, Helianthus annuus und Vitis vinifera. Statt Topfpflanzen lassen sich vortheilhaft in Wasserkultur erzogene Pflanzen, z. B. von Zea Mais anwenden.

Ausflussmenge und Blutungsdruck.

§ 29. War eine Pflanze vollkommen mit Wasser gesättigt, so beginnt die Blutung nach dem Decapitiren sogleich mit voller Energie, andernfalls ist die Blutung zunächst geringer und erhebt sich erst allmählich auf das Maximum[1]). Schon nach 1 oder 2 Tagen pflegt die Wasserausscheidung aus Wurzelstümpfen abzunehmen, um endlich zu erlöschen. Bei manchen Pflanzen ist dieses schon nach 4—7 Tagen erreicht, andere bluten länger, und Th. Hartig[2]) sah die Wasserausscheidung aus decapitirten Holzpflanzen sogar einen Monat lang fortdauern. Die Abnahme des Ausflusses wird, abgesehen davon, dass das isolirte Wurzel-

1) Baranetzky, Unters. üb. d. Periodicität d. Blutens. Abhandlg. d. naturf. Ges. zu Halle 1873, Bd. 13, p. 30. Brosig, Die Lehre v. d. Wurzelkraft 1876, p. 24.
2) Bot. Ztg. 1862, p. 89.

system endlich in einen krankhaften Zustand geräth, durch die nachlassende Filtrationsfähigkeit an der Schnittfläche verursacht (§ 21). Demgemäss ist auch schon von Duhamel [1]) durch Wegnahme des unwegsam gewordenen Endstückes am Stammstumpfe eine erneute Zunahme des Blutens erzielt worden.

In den Experimenten Pitra's mit abgeschnittenen und in Wasser gestellten Zweigen wurde der Beginn des Blutens im günstigsten Falle nach 22 Stunden, häufig sogar erst nach einigen Tagen beobachtet. Die Gründe dieser Verzögerung sind noch nicht näher ermittelt, vermuthlich wird die zunächst mangelhafte und erst mit völligem Benetzen u. s. w. ansehnlichere Durchlässigkeit der Blätter und Zweige für Wasser eine Rolle mitgespielt haben. Vielleicht kommen aber auch erst mit der Zeit die Bedingungen für Blutungsdruck in den Zweigen zu Stande und bei längerer Dauer des Versuches mögen Zersetzungen im Innern der Pflanze eintreten. Böhm [2]) möchte überhaupt die Ursache dieses Blutens auf die durch Gährungsphänomene in den Pflanzentheilen erzielten Gasentwicklungen und die hierdurch hervorgerufenen Spannungen schieben. Mag solches gelegentlich auch zutreffen, so ist diese Ursache doch gewiss nicht in den schon nach kürzerer Zeit blutenden Pflanzen wirksam. Mit dem Blutungssaft dieser pflegen, wie ich u. a. an Taxus baccata beobachtete, keine Luftblasen zu erscheinen, die an Stammstümpfen nach Beobachtungen verschiedener Forscher [3]) mit begonnener Zersetzung immer zu Tage treten, zuvor aber der Regel nach fehlen oder ganz vereinzelt erscheinen. Uebrigens mögen zuweilen Luftblasen wohl reichlicher im Blutungssafte sich einfinden, da Unger [4]) dieselben für den aus einem Bohrloch einer Birke ausfliessenden Blutungssaft besonders erwähnt.

Trotz des Mangels ausgedehnter vergleichender Untersuchungen scheinen doch die Blutungsmengen aus abgeschnittenen, oberirdischen Pflanzentheilen durchgehends geringer, als aus dem blutenden Stammstumpfe auszufallen, welcher allein in folgenden Angaben berücksichtigt ist. Unger (l. c. p. 442) sammelte u. a. aus einem Bohrloche von 2 Linien Durchmesser, welches 2 Zoll tief in den Stamm einer Birke getrieben war, in 10 Stunden 1 Liter Saft, und Betula papyracea soll nach Clark [5]) im Laufe eines Tages aus einem Bohrloch sogar 63 Pfund 4 Unzen Saft geliefert haben. Nach Canstein [6]) gab ein Rebzweig in 24 Stunden 10—950 ccm Flüssigkeit, und sehr reichlich fliesst nach A. v. Humboldt [7]) der Saft aus Agaven, deren Blüthenschaft mit beginnender Entwicklung herausgeschnitten wird. Es sollen dann in 24 Stunden 200 und selbst bis zu 375 Cubikzoll ausfliessen, und während der 4—5 Monate anhaltenden Blutungszeit kann die gesammte Ausflussmenge bis 50 000 Cubikzoll betragen. Diese Flüssigkeitsmengen sind offenbar ansehnlicher als das Volumen der ganzen Pflanze, das auch schon durch die in kurzer Zeit austretenden Blutungsmengen übertroffen werden kann. Das gesammte Wurzelsystem einer Urtica urens nahm u. a. nach Hofmeister (l. c. p. III, Tabellen) 1450 cmm ein, während die Pflanze in $2^1/_2$ Tagen 11 260 cmm Flüssigkeit ausschied, welche also offenbar allmählich dem Boden entnommen

---

1) Naturgesch. d. Bäume 1764, Bd. 1, p. 89. 2) Bot. Ztg. 1880, p. 34.
3) Z. B. beobachtet von Hofmeister, Flora 1862, p. 102 u. 113, u. Baranetzky, l. c. p. 29.
4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 442. 5) Flora 1875, p. 509.
6) Botan. Jahresb. 1874, p. 157.
7) Cit. nach Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 85.

sein musste. Dasselbe gilt für Solanum nigrum, dessen Wurzelvolumen zu 1900 cmm, die in 3 Tagen ausgeflossene Wassermasse aber zu 4275 cmm bestimmt wurde.

Da die Blutungsflüssigkeit durch Druck fortbewegt und hervorgepresst wird, so tritt dieselbe, ganz analog wie bei Filtration unter Druck, wesentlich aus dem Holzkörper hervor, was auch schon Hales und Duhamel beobachteten. Wie bei künstlichem Einpressen füllen sich auch durch Blutungsdruck sonst luftführende Holzzellen und Gefässe ganz oder theilweise mit Flüssigkeit, die am Querschnitt besonders aus Gefässöffnungen, doch auch aus imbibirten Wandungen hervorgetrieben wird. Mit Beginn des Blutens sollen am Weinstock nach Brücke [1]) zunächst die Holzzellen, dann die Gefässe Wasser aufnehmen. Eine gänzliche Verdrängung der Luft durch Wasser wird indess in Zellen und Gefässen bei selbst ansehnlichem Blutungsdruck im Allgemeinen nicht erreicht (§ 18). Aus welchen Räumen das Wasser stammt, welches aus abgeschnittenen und beiderseitig von einer Schnittfläche begrenzten Stammstücken von Cissus hydrophora [2]) und Vitis indica [3]) reichlich ausfliessen soll, ist noch nicht bestimmt.

Unvollkommen scheint im Allgemeinen das Intercellularsystem injicirt zu werden, und ein Hervortreiben von Wasser aus den normal Luft führenden Spaltöffnungen durch den Blutungsdruck ist nicht zu meiner Kenntniss gelangt. Uebrigens werden in den injicirten Intercellularen Luftblasen und Wassertröpfchen miteinander abwechseln, und ein solches System vermag erheblichen Druckkräften Widerstand zu leisten, wie Montgolfier und später Jamin [4]) fanden, als sie derartige Systeme in Glascapillaren herstellten. Dass eine selbst ziemlich weitgehende Injektion des Intercellularsystems ohne Nachtheil für die Pflanze reparirt werden kann, lehren Experimente Moll's [5]), in denen die Injektion von Blättern u. s. w. durch künstliche Mittel erzielt wurde.

Der durch Manometer angezeigte Blutungsdruck erreicht wohl kaum jemals 2 Atmosphären, ist aber meist weit geringer und vermag oft nur eine Wassersäule von $1/2$ m zu heben. Demgemäss ist der Blutungsdruck an sich unzureichend, um Wasser bis in den Gipfel von Bäumen zu treiben.

Dass trotz eines hohen Blutungsdruckes (abgesehen davon, dass Wasserspalten u. s. w. Ausführungsgänge bilden) gewöhnlich kein Wasser hervorgepresst wird, erklärt sich wohl aus dem verhältnissmässig hohen Filtrationswiderstand der Korkschichten, der Cuticula und überhaupt der peripherischen Umkleidung oberirdischer Pflanzentheile. Früher als durch diese wird sicher durch die permeableren Wurzeln Wasser nach Aussen gepresst. Solches dürfte in der That vorkommen, da ja nicht alle Wurzeltheile mit gleicher Kraft Wasser nach Innen befördern, und so mag gelegentlich auch eine Wassercirculation von einer Seitenwurzel nach einer anderen hin gerichtet sein, indem hier die Wasserausgabe durch Filtration, dort die Wasseraufnahme durch Imbibition und osmotische Wirkung relativ überwiegt. Eine solche Wassercirculation soll nach

1) Annal. d. Phys. u Chem. 1844, Bd. 63, p. 181.

2) Gaudichaud, Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 6, p. 138.

3) Poiteau, ebenda, 1837, II sér., Bd. 7, p. 233.

4) Compt. rend. 1860, Bd. 50, p. 172.

5) Unters. üb. Tropfenausscheidung u. Injektion 1880, p. 78. Separatabz. a. Verslag. en Mededeeling d. Koninkligke Akad. Amsterdam.

Unger[1]) auch bei einigen submersen Pflanzen (Potamogeton crispus und Ranunculus fluitans) in der Art thätig sein, dass Wasser aus Stengeln und Blatttheilen ausgepresst wird. Mit der Existenz einer solchen Circulation, die übrigens noch durch kritische Untersuchungen festzustellen sein wird, würde auch in submersen Pflanzen eine dauernde Ursache für einen Wasserwechsel gegeben sein.

Unger experimentirte mit den beiden genannten Pflanzen, indem diese so in zwei nebeneinanderstehende, wassererfüllte Gefässe gelegt wurden, dass sich der bewurzelte Theil in dem einen Gefässe befand und der verbindende Stengeltheil, welcher über den Rand der Gefässe zu liegen kam, durch Umhüllung mit einem Glasrohr gegen Verdunstung geschützt war. Während nach Unger eine Ueberführung von Wasser an der Oberfläche dieses Verbindungsstückes nicht stattfand, nahm in dem die wurzelfreien Partien enthaltenden Gefässe das Volumen zu, und zwar ansehnlicher bei Ranunculus, als bei Potamogeton.

Der Blutungsdruck ist zwar in einem Stamme im Allgemeinen um so niederer, je ferner vom Boden das messende Manometer angesetzt ist; doch nimmt der Druck durchaus nicht proportional der Höhe ab. Dieses geht schon aus Versuchen Hales'[2]) hervor und wurde durch Brücke[3]) u. A. bestätigt. Es ist dieses auch verständlich, wenn man beachtet, dass in Wurzel- und Stengeltheilen Wasser in die Gefässe u. s. w. gepresst wird, dass ferner die Ausgleichung der Druckunterschiede in der Pflanze Zeit erfordert, und eine Druckvertheilung wie in einem wassererfüllten Glasrohr deshalb nicht erreicht werden muss. Somit kann es nicht auffallen, dass das Wegschneiden eines tiefer gelegenen Astes einer Rebe das höher angesetzte Manometer nur langsam und relativ wenig sinken machte, und dass ferner das Aufrichten und Niederlegen eines Rebstockes den Stand eines angesetzten Manometers nicht entfernt so schwanken machte, wie es bei Erhebung eines mit Wasser gefüllten Rohres hätte zutreffen müssen[4]). Unter Umständen bringt allerdings eine angebrachte Verwundung eine erhebliche Senkung an Manometern hervor, wie es z. B. Horvath beobachtete, als er eine 2 mm dicke Wurzel von Helianthus annuus durchschnitt.

Die Ausflussmenge ist ausser von der treibenden Kraft, von dem Widerstand in der Bewegungsbahn der Flüssigkeit abhängig. Als Funktion von zwei Variablen muss demgemäss dem höheren Blutungsdruck keineswegs immer die grössere Ausflussmenge entsprechen. Ohnehin bezeichnet ja der Blutungsdruck einen endlichen Gleichgewichtszustand, welcher bis zu einem gewissen Grade nicht von der Schnelligkeit allein abhängig ist, mit der Wasser in die Pflanze getrieben wird. Uebrigens nimmt die Ausgiebigkeit dieses Eintriebes mit dem Blutungsdruck ab, und demgemäss steigt, wie seit Hales bekannt ist, ein Manometer um so langsamer, je höher die pressende Quecksilbersäule gehoben wird. Nothwendig muss deshalb die Ausflussmenge abnehmen, wenn auf der blutenden Schnittfläche ein Druck lastet[5]). Zu einem derartigen Versuche kann man den Apparat Fig. 22 benutzen, indem der offene Schenkel des Manometers in gewünschter Höhe umgebogen und das ausfliessende Quecksilber aufgefangen

---

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 367.

1) Statik 1748, p. 67.

2) Annal. d. Phys. u. Chem. 1844, Bd. 63, p. 195. Hofmeister, Flora 1858, p. 3 u. 1862, p. 117. Horvath, l. c. p. 44. N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1877, Bd. 1, p. 47 u. 269.

4) Nach Beobachtungen Hofmeister's, l. c. 1862, p. 117.

5) So fand es auch Sachs, Lehrb. 1874, IV. Aufl., p. 658.

wird. Wählt man das Quecksilbergefäss des Manometers genügend gross, so ändert sich der Druck nur sehr allmählich mit dem Ausfluss. Dass letzterer mit Verminderung des äusseren Luftdruckes steigt, hat Detmer[1]) nachgewiesen.

Da auch Stengeltheile Blutungsdruck erzeugen, kann man nicht von vornherein sagen, ob und in welchem Sinne die Blutungsmenge variiren muss, wenn beim Decapitiren kürzere oder längere Stammstücke stehen bleiben. In derartigen vergleichenden Experimenten mit Ricinus fand Detmer[2]) keine Differenz der Ausflussmenge, während diese in Versuchen Baranetzky's[3]) reichlicher für das längere Stammstück bei Ricinus und Helianthus annuus ausfielen.

Auf Beobachtungen[4]) über die ungleiche Menge von Blutungssaft, welche aus den in verschiedener Höhe in Baumstämme eingesetzten Manometern ausfloss, kann nicht eingegangen werden, da nicht zu ersehen ist, in wie weit das Resultat durch Blutungsdruck, Qualität des Bohrloches, Eingreifen der Transpiration u. s. w. beeinflusst wurde. Es sei auch eben nur erwähnt, dass nach mehrfachen Beobachtungen im Frühjahr das Bluten aufwärts fortrückt, also ein tief am Stamme gelegenes Bohrloch früher als ein höher gelegenes Saft liefert[5]). Mit beginnender stärkerer Transpiration erlischt dann das Bluten gewöhnlich zuerst in den oberen Bohrlöchern.

Als höchster Blutungsdruck wurde von Hales[6]) am Weinstock 38 Zoll (107 cm) Quecksilber beobachtet. Höhere Werthe sind nur bei Clark[7]) angegeben, auf welche übrigens wohl nicht viel Gewicht gelegt werden darf. Hiernach soll der Blutungsdruck bei Betula lenta gleich einer Wassersäule von 85 Fuss (englisch?), bei Kürbis gleich 48,5 Fuss gefunden sein. Als Beispiele erwähne ich hier noch folgende, von Hofmeister[8]) gemessene Blutungsdruckkräfte. Ausgedrückt durch die gehobene Quecksilbersäule ergab Morus alba 1,2 cm; Atriplex hortensis 6,5 cm; Papaver somniferum 21,2 cm; Digitalis media 46,1 cm Blutungsdruck. Anderweitige Angaben sind in den citirten Arbeiten von Hofmeister, Dassen, Hartig, Horvath, Pitra u. A. zu finden. —

Der Blutungsdruck abgeschnittener und in Wasser gestellter Zweige kann, wie mitgetheilt ist, nach den Erfahrungen Pitra's höher oder geringer, als für die mit dem Wurzelsystem verbundenen Stammstümpfe ausfallen. Als höchste Druckkräfte wurden von Pitra an abgeschnittenen beblätterten Zweigen beobachtet: Prunus cerasus 11,6 cm; Pinus sylvestris 11,4 cm; Betula 7,5 cm Quecksilberdruck. Bei Pitra sind auch vergleichende Versuche über den Blutungsdruck des Wurzelsystems und der oberirdischen Theile desselben Individuums mitgetheilt.

Qualität des Blutungssaftes. Die Blutungssäfte sind niemals ganz reines Wasser, enthalten aber gewöhnlich nur geringe Quantitäten von Stoffen gelöst. Unter diesen sind die meisten der als Aschenbestandtheile in der Pflanze vorkommenden Körper, ferner Ammoniak und Salpetersäure gefunden; von organischen Stoffen kommen lösliche Kohlehydrate, Säuren, Eiweissstoffe, Amide u. a. vor. Concentration, sowie auch Zusammensetzung, sind übrigens nach Entwicklungsstadium, Dauer der Blutung, Beschaffenheit der Nährlösung, resp. des Bodens, Situation eines Bohrloches und anderen Umständen Schwankungen unter-

---

1) Schenk u. Lürssen, Mittheilg. a. d. Gesammtgebiet d. Botanik 1874, p. 439 u. 453.
2) Beitrag z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 28.
3) Abhandlg. d. naturf. Ges. z. Halle 1873, Bd. 13, p. 52.
4) Vgl. z. B. Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 447.
5) Derartige Beobachtungen z. B. bei Knight (Treviranus, Beitr. z. Pflanzenphysiol. 1811, p. 257); Brücke (l. c. p. 83); Schröder (Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 120); Horvath (Beiträge u. s. w. 1877, p. 55).
6) Statik 1748, p. 67. — Neubauer (Annal. d. Oenologie, Bd. 4. p. 505) beobachtete 112 cm.
7) Flora 1875, p. 511. 8) Flora 1858, p. 8.

worfen, welche sich nach dem derzeit vorliegenden Material nicht unter einheitliche Gesichtspunkte bringen lassen.

Eine geringe Concentration besitzt der Blutungssaft der Sonnenrose, in welchem Ulbricht[1], in den an 5 Pflanzen vorgenommenen Untersuchungen, 0,081 bis 0,303 Proc. festen Rückstand fand, welcher zum guten Theil aus feuerbeständigen Stoffen bestand. Ebenso lieferten Tabak und Kartoffel sehr verdünnte Blutungssäfte. Gehaltreicher ist der Blutungssaft von Acer platanoides, welcher nach Schröder[2] 1,15 bis 3,44 Proc. Rohzucker und ausserdem 0,4 Proc. Aschenbestandtheile enthält, und so im günstigen Falle fast den Zuckergehalt von Acer saccharinum erreicht, der nach Clark[3] 3,57 Proc. beträgt. Der Birkensaft ist nach Schröder zwar stoffärmer als der Saft des Ahorns, jedoch weit substanzreicher als der Blutungssaft der Sonnenrose. Aus den Untersuchungen Schröder's, in welchen die Zusammensetzung des aus verschieden hoch gelegenen Bohrlöchern gewonnenen Blutungssaftes verglichen und die mit der Zeit veränderliche Zusammensetzung verfolgt wurde, ergiebt sich, dass bei Ahorn wie bei Birke der aus demselben Bohrloch gewonnene Saft nach Beginn der Blutungszeit im Frühjahr zunächst zuckerreicher, weiterhin wieder substanzärmer wird. Bei der Birke war aber derjenige Blutungssaft am reichsten an Zucker und an Aschenbestandtheilen, welcher einem dicht über der Erde gelegenen Bohrloch des Stammes entnommen wurde, während umgekehrt beim Ahorn der aus einem höher am Stamm angebrachten Bohrloch ausfliessende Blutungssaft am stoffreichsten sich erwies. Derartige spezifische Differenzen zeigen auch Beobachtungen von Knight[4], Biot[5] und Unger[6], wenn das ermittelte spezifische Gewicht des Blutungssaftes als Maass für dessen Concentration genommen wurde.

Bei fortdauerndem energischen Bluten sinkt nach Beobachtungen Ulbricht's der Stoffgehalt des Blutungssaftes, welcher u. a. bei Sonnenrose am ersten Tage 0,303 Proc., am 6. Tage 0,084 Proc. Trockensubstanz enthielt. Es wird das wohl eine Folge davon sein, dass die Stoffwechselproducte im Blutungssaft abnehmen, weil solche nicht in genügendem Maasse aus lebendigen Zellen ausgegeben werden. Aus dieser Beobachtung geht auch hervor, dass der Blutungssaft, wenigstens nicht der bei andauerndem Bluten hervortretende, die Zusammensetzung der die Zellwandungen in der Pflanze normalerweise imbibirenden Flüssigkeit nicht anzeigt. — Angaben über Blutungssäfte sind u. a. noch zu finden bei: Reichardt (Jahresb. d. Chemie 1868, p. 89); Beyer (Jahresb. d. Agrikulturchemie 1867, p. 109); Neubauer (Jahresb. d. Botanik 1875, p. 834).

Abhängigkeit des Blutens von äusseren Einflüssen.

§ 30. Es ist schon mitgetheilt, dass durch eine gesteigerte Transpiration der Blutungsdruck herabgedrückt und bei genügender Wasserverdampfung aufgehoben wird. Ebenso ist es selbstverständlich, dass Trockenheit des Bodens Blutungsmenge und Blutungsdruck vermindert[7], und solches auch erreicht wird, wenn die Wurzeln von einer osmotisch wirkenden und somit die Wasseraufnahme beschränkenden Lösung umspült werden. Indem man in Wassercultur erzogene Pflanzen verwendet, kann man leicht nachweisen, dass mit Zuführung einer concentrirteren Lösung Druck und Ausflussmenge sehr bald abnehmen, auch wird ein gleicher Erfolg erzielt, wenn, wie das Brosig that (l. c. p. 40), die Erde, in welcher eine Pflanze wurzelt, mit einer genügenden Menge

1) Versuchsstat. 1865, Bd. 6, p. 468, u. 1866, Bd. 7, p. 185.
2) Ebenda 1871, Bd. 14, p. 118. 3) Flora 1875, p. 509.
4) Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1811, p. 162.
5) Compt. rend. 1841, Bd. 12, p. 357.
6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 22, p. 445.
7) Versuche dieser Art bei Hofmeister, Flora 1858, p. 6; Detmer, Beiträge 1877, p. 34; Baranetzky l. c. p. 41; Brosig l. c. p. 23.

einer Lösung von Magnesiasulfat oder einem andern Salze begossen wird. Nach dem Auswaschen des Bodens kehrte in dem Versuche Brosig's die Blutung in der früheren Stärke zurück. Uebrigens setzen wir hier, wie in allem Folgenden, voraus, dass äussere Einwirkungen keinen Erfolg durch Modifikation der Transpiration zu erzielen vermochten.

Welchen Einfluss die Temperatur auf Blutungsmenge und Blutungsdruck hat, ist zwar noch nicht genügend untersucht, doch lässt sich aus dem bis dahin Bekannten entnehmen, dass, wie bei vielen anderen von Wärmezuständen abhängigen Funktionen, auch hinsichtlich der Blutung ein Minimum, Optimum und Maximum der Temperatur zu unterscheiden ist. Schon Ray [1]) erwähnt, dass Acer Pseudoplatanus in niederer Wintertemperatur kein Bluten zeige, während solches mit höherer Temperatur eintrete. Ferner fand Hofmeister [2]) bei der Rebe für Ausfluss und Druck nur geringe Werthe, wenn die Temperatur auf 5,7° R. herabgegangen war, während nach diesem Forscher die Blutung nur kleine Differenzen zeigen soll, wenn Temperaturen über 12° R. verglichen werden. Nach Detmer [3]) würde für Begonia incarnata und Cucurbita Melopepo die grösste Blutungsmenge bei 25—27° C. geliefert werden, und bei Achyranthes Verschaffeltii scheint nach den wenig entscheidenden Versuchen Brosig's [4]) das Optimum unter 30° C. zu liegen. Nach Detmer soll weiter die Blutung bei Begonia schon mit 31—32° C., bei Cucurbita mit 43° C. erlöschen, doch sind diese Versuche nicht als entscheidend anzusehen, da die Blutung in niederer Temperatur nicht wiederkehrte.

Obiges gilt für den Vergleich constant gehaltener Temperaturgrade, nicht für den Akt der Temperaturschwankung, welcher natürlich, so gut wie bei Wasseraufnahme, schon durch die Ausdehnung, resp. Zusammenziehung von Gasen wirksam ist. Wie im § 23 mitgetheilt ist, werden beim Erwärmen nicht unerhebliche Wassermengen aus wasserreichen Pflanzentheilen hervorgetrieben, resp. eingesogen, und bei stärkeren Temperaturschwankungen kann dadurch Ausfluss und Druck nicht nur vermindert, sondern vorübergehend sogar negativ gemacht werden, wie Th. Hartig [5]) solches an Bäumen im Freien beobachtete, als durch ein Hagelwetter eine plötzliche starke Abkühlung hervorgerufen wurde. Uebrigens haben solche Temperaturschwankungen nur vorübergehende Erfolge, und es ist überflüssig, näher darzulegen, dass durch dieselben das auch bei constanter Temperatur fortdauernde Bluten nicht erzeugt werden kann, wie das irrigerweise Sarrabat [6]) und Matteucci [7]) annehmen. Ebenso wird mit dem täglich sich wiederholenden Wechsel der Gewebespannung, vermöge der damit zusammenhängenden, allerdings nicht ansehnlichen Ausdehnung und Zusammenziehung der Pflanzentheile der Saftausfluss eine gewisse Verlangsamung, resp. Steigerung erfahren, doch ist Hofmeister [8]) in einem entschiedenen Irrthum, wenn er das Bluten als einen durch die Gewebespannung erzeugten Vorgang anspricht.

Nach der täglichen Periodicität des Blutens zu schliessen, welche als ein endlicher Erfolg des mit dem Tageswechsel dauernd wiederholten Beleuchtungs-

---

1) Historia plantarum 1693, Bd. I, p. 9. 2) Flora 1858, p. 6.
3) Beiträge zur Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 34. 4) L. c. p. 27.
5) Bot. Ztg. 1863, p. 280. — Vgl. auch Hofmeister, Flora 1862, p. 140.
6) Citirt nach Dutrochet, Mémoires 1837, p. 199.
7) Vgl. Hofmeister, Flora 1862, p. 101. 8) L. c. p. 171.

wechsels anzusprechen ist, dürfte Beleuchtung auf eine Beschleunigung, Verdunkelung auf eine Verlangsamung des Saftausflusses hinarbeiten. Doch ist die Wirkung, welche ein einmaliger Beleuchtungswechsel erzielt, eine jedenfalls nur geringe. — Auf einige Versuche, nach welchen Licht Ausfluss und Druckhöhe zu verringern scheint, will Pitra [1]) selbst keinen Werth legen.

Periodicität des Blutens.

§ 31. Die Periodicität im Gange des Pflanzenlebens und die klimatischen Verhältnisse bringen es mit sich, dass auch der Blutungsdruck eine Jahresperiode aufzuweisen hat, und ebenso machen sich tägliche Schwankungen bemerklich, deren Abhängigkeit von äusseren Umständen dann am entschiedensten hervortritt, wenn der Blutungsdruck einen positiven Werth hat. Ausser diesen von äusseren Verhältnissen unmittelbar abhängigen und mit diesen steigenden und fallenden Variationen gibt es aber auch eine tägliche und eine jährliche Periodicität des Blutens, welche wenigstens nicht so direkt durch äussere Eingriffe bestimmt wird. Aus diesen von der Pflanze angestrebten Eigenschaften und den Erfolgen, welche äussere Agentien erzielen, setzt sich der Gang des Blutens zusammen, dessen Verlauf indess unter den in der Natur gegebenen Bedingungen in ganz hervorragender Weise durch die äusseren Einwirkungen bestimmt wird, deren Effekt durch die im vorigen Paragraphen gemachten Mittheilungen gekennzeichnet wurde.

Der Mangel eines positiven Blutungsdruckes im Sommer fällt auf die von äusseren Faktoren abhängige Transpiration, und dieserhalb leuchtet auch ein, warum mit fortschreitender Knospenentfaltung die täglichen Schwankungen immer ansehnlicher werden, welche ein an den Ast einer nicht decapitirten Pflanze angesetztes Manometer anzeigt [2]). Uebrigens kann es nicht Aufgabe sein, diese und andere Schwankungen auszumalen, welche sich als Resultante der durch äussere Agentien erzielten Wirkungen ergeben und ebenso wie diese veränderlich sind. Dagegen bedarf die von äusseren Einflüssen unmittelbar nicht abhängige Periodicität eine besondere Besprechung.

Die Blutungsfähigkeit wird sicherlich nicht zu allen Zeiten die gleiche sein, da die mit den Entwicklungsphasen sich ändernden Eigenschaften der Pflanzen gewiss auch auf den Vorgang des Blutens Einflüsse geltend machen. Indess fehlen noch exakte Beobachtungen in dieser Richtung, und die von Hofmeister [3]) am Weinstock angestellten Versuche können durchaus nicht als entscheidend angesehen werden. Nach diesen würde die Ausflussmenge vom Frühjahr gegen den Herbst hin abnehmen und ferner die Druckhöhe bis in den Sommer ziemlich unverändert sich erhalten, um im August und September stark zurückzugehen. Wie sich die Sache im Winter verhält, und ob vielleicht manche Pflanzen

---

1) L. c. p. 498.

2) Vgl. u. a. Hales, Statik 1748, p. 68, 73 u. a.; Brücke, Annal. d. Physik u. Chemie 1844, Bd. 63, p. 193; Hofmeister, Flora 1858, p. 6; Hartig, Bot. Ztg. 1861, p. 17. — Die Abnahme der Manometerschwankungen, welche Brücke bei Fortdauer der Versuche am Weinstock fand, fallen wesentlich auf die verminderte Filtrationsfähigkeit des Holzes und die dadurch erschwerte Ausgleichung der Druckdifferenzen.

3) Flora 1858, p. 5.

in dieser oder einer andern Zeit blutungsunfähig sind, ist noch nicht genügend ermittelt. Denn die schon von Ray am Ahorn, von anderen Forschern auch an anderen Pflanzen beobachtete Blutungsfähigkeit im Winter schliesst nicht aus, dass bestimmte Pflanzen ein abweichendes Verhalten zeigen. Jedenfalls scheint das energische Bluten im Frühjahr, sowie das zu dieser Zeit energische Austreiben der Pflanzen, nicht allein durch die erhöhte Temperatur, sondern auch durch eine veränderte Reaktionsfähigkeit der Pflanze bedingt zu sein.

Zwar nicht bei allen, jedoch bei sehr vielen blutenden Pflanzen macht sich unter constanten Bedingungen im Ausfluss eine tägliche Periodicität bemerklich, welche zuerst von Hofmeister[1]) erkannt, von Baranetzky[2]) näher erforscht wurde. Nach den Untersuchungen des letztgenannten Forschers findet der ausgiebigste Saftausfluss aus decapitirten Stengelstümpfen am Tage statt, doch liegt das Maximum ziemlich different, da es für verschiedene Pflanzen zwischen 8 Uhr Morgens und 6 Uhr Nachmittags gefunden wurde. So ergab sich für Ricinus insignis das Maximum zwischen 8—10 Uhr Vormittags, für Helianthus annuus zwischen 12—2 Uhr und für Helianthus tuberosus zwischen 4—6 Uhr Nachmittags. Das Minimum des Ausflusses trat gewöhnlich nach annähernd 12 Stunden, jedoch in manchen Fällen erheblich früher oder später ein. Nach dem ersten oder zweiten Beobachtungstage pflegten die Maxima etwas verspätet einzutreten, um sich in den nächsten Tagen in ziemlich denselben Tagesstunden einzustellen, weiterhin aber unregelmässiger zu werden, so dass dieselben in einigen Versuchen durchgehends auf spätere Tagesstunden verschoben waren. Das Minimum war im Allgemeinen nicht in dem Maasse wie das Maximum an eine bestimmte Stunde gebunden. Zu wesentlich gleichen Resultaten führten auch einige von Detmer[3]) und von Brosig[4]) angestellte Beobachtungen, und auch die Resultate Hofmeister's stehen mit denen Baranetzky's in keinem Widerspruch. Denn wenn Hofmeister das Maximum zwischen 7½ Uhr Vormittags und 2½ Uhr Nachmittags und weniger bestimmt an dieselbe Stunde gebunden fand, so ist doch zu beachten, dass spezifische, sowie auch individuelle Unterschiede vorkommen, dass endlich gewisse Abweichungen von Temperaturschwankungen herrühren mögen, welche ansehnlicher als bei den Versuchen Baranetzky's ausfielen. Uebrigens ist diese Periodicität nicht durch Temperaturschwankungen veranlasst, und, wie schon Hofmeister fand, kommt ein vermehrter Saftausfluss dennoch zur Geltung, wenn die Temperatur sinkt, während die Zeit des Maximums herannaht.

Eine tägliche Periodicität des Blutens scheint indess nicht allen Pflanzen zuzukommen und allgemein in der Jugend zu fehlen. Ziemlich frühzeitig tritt sie nach Versuchen Baranetzky's bei Helianthus, später bei Ricinus ein und bei Dahlia variabilis fehlte sie noch in 2 Monaten alten kräftigen Pflanzen. Auch Detmer (l. c. p. 42) theilt Beobachtungen mit, nach denen in manchen krautigen Pflanzen eine tägliche Periodicität nicht zu Stande zu kommen scheint.

Während die von Baranetzky gewonnenen Resultate ziemlich gleichmässig steigende und fallende Curven liefern, macht sich ein Hin- und Herschwanken

---

1) Flora 1862, p. 106.

2) Unters. über die Periodicität des Blutens in Abhandlg. d. naturf. Ges. zu Halle 1873, Bd. 13, p. 3.

3) Beiträge zur Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 41.

4) Die Lehre von der Wurzelkraft 1876, p. 30.

wech
dunk
Wirk
nur g
höhe

§
Verh
peri
merk
herv
von
und
Peri
griff
den
tens
ding
besti
theil

äuss
war
imn
Pfla
dies
dur
ver
nic

da
gev
feh
am
an
de
lie
ge

—

484
nat
st
u

zeit bei Ricinus insignis, und Helianthus tuberosus ergab kein bestimmtes Resultat, als eine auf die zweite Tageshälfte beschränkte Beleuchtung 18 Tage lang fortgesetzt worden war. Offenbar war hier die äussere Beeinflussung nicht ausreichend, um die accumulirte Periodicität umzuwenden, und das gilt auch für Experimente Brosig's (l. c. p. 35), in welchen die übliche Tagesperiode noch hervortrat, nachdem eine Pflanze von Achyranthes Verschaffeltii und von Coleus sp. einige Wochen lang des Nachts mit Gaslicht beleuchtet, am Tage aber dunkel gehalten war.

Wenn nicht wohl zweifelhaft ist, dass die tägliche Blutungsperiode als Erfolg des Tageswechsels, resp. der von diesem abhängigen Wirkungen erzielt wird, so ist es doch im Näheren noch unbekannt, welche äussere Agentien durch ihre Erfolge besonders bestimmend sind. Thatsächlich bluten ja die Pflanzen nicht, während in denselben die Tagesperiode accumulirt wird, und zumeist fehlt ein positiver Blutungsdruck in denselben überhaupt, während allerdings an hellen und trockenen Tagen mehr Wasser in die transpirirende Pflanze aufgenommen und in derselben fortgeleitet wird. Ob nun diese oder andere Vorgänge der Wasserbewegung durch Accumulation auch die Ursache der Periodicität des Blutens abgeben, oder ob diese von anderen periodischen Vorgängen abhängt, welche sich unabhängig von Blutung und Wasserbewegung, wie z. B. die eine Tagesperiode aufweisende Gewebespannung, ausbilden, muss so lange unentschieden bleiben, bis entsprechende Untersuchungen eine bestimmte Beantwortung erlauben. Die Sache wird hier complicirt dadurch, dass es sich nicht einfach um Accumulation eines dauernd gleichsinnig ausgeführten Vorganges handelt, und um so weniger wird man die Induktion, welcher die Periodicität des Blutens entspringt, einer direkten Wirkung des Lichtes auf das Blutungsphänomen (welches sich ja ohnedies zuvor nicht abspielte) zuschieben dürfen, als gerade an Wurzeln die Periodicität gemessen wurde, also an Organen, zu welchen Licht nur spärlichen Zutritt fand. Ohne die Möglichkeit leugnen zu wollen, dass dem Licht vielleicht eine wesentliche Bedeutung zukommt, darf man dasselbe doch nicht schlechthin, wie es Baranetzky thut, als die direkte Ursache der täglichen Blutungsperiode hinstellen.

Bis dahin hatten wir nur die Ausflussmengen im Auge, deren Periodicität es wahrscheinlich machen muss, dass auch die Druckhöhen periodisch schwanken. Solches gibt thatsächlich Hofmeister[1]) an, nach welchem das Maximum des Blutungsdruckes zwischen Nachmittag und Abend fallen soll, also wesentlich später zu Stande kommt, als das von Hofmeister bestimmte Maximum des Ausflusses. Indess kann man aus den von Hofmeister angeführten Beobachtungsreihen das Maximum kaum und öfters gar nicht herauslesen, und so kann man dieselben um so weniger als entscheidend ansehen, als auf Constanz äusserer Bedingungen nicht genügende Sorgfalt verwandt wurde. Bei Anwendung von abgeschnittenen und in Wasser eingestellten Aesten konnte Pitra (l. c.) merkliche tägliche Schwankungen an dem Stande der angesetzten Quecksilbermanometer nicht beobachten. Auch ich habe solche an einer in Wasserkultur erzogenen Pflanze von Zea mais nicht wahrnehmen können, obgleich das dem Stengelstumpfe aufgesetzte Manometer ein sehr enges Steigrohr hatte, welches schon bei sehr ge-

1) Flora 1862, p. 114.

ringer Abnahme oder Zunahme des Wasservolumens in der Pflanze einen deutlichen Ausschlag gegeben haben würde. Allgemein — und das tritt auch bei Hofmeister hervor — nimmt die im Manometer angezeigte Druckhöhe wieder dauernd ab, nachdem sie den höchsten Stand erreicht hatte. Eine erneute Untersuchung der Periodicität der Druckhöhe hat besonders deshalb Interesse, um beurtheilen zu können, ob etwa das Maximum oder Minimum des Blutungsdruckes mit dem Maximum des Saftausflusses zusammenfällt.

Baranetzky operirte in seinen Versuchen, welche im botanischen Institut zu Würzburg ausgeführt wurden, mit Topfpflanzen, deren Stengel gewöhnlich bis auf einen kurzen, über die Erde hervorragenden Stumpf abgeschnitten war. Vor Beginn eines Experimentes wurde der Boden mit Wasser gesättigt und die Wasserverdunstung aus dem Boden durch geeignete Vorrichtungen auf einen geringen Werth herabgedrückt. Die Bodentemperatur wurde an Thermometern abgelesen, welche nahe am Rand des Topfes eingesteckt waren. Die Ausflussmengen wurden von Stunde zu Stunde nach 2 Methoden registrirt, wie im Nähern im Original nachzusehen ist (l. c. p. 18). Hier bemerke ich nur, dass in der einen Methode durch den ausfliessenden Saft ein Bürettenschwimmer gehoben wurde, mit dem ein Zeiger verbunden war, welcher Curven auf eine rotirende berusste Trommel aufschrieb (mehr über diese Methode im Kap. Zuwachsbewegung). In anderen Versuchen floss der Blutungssaft in Gläschen aus, welche auf eine horizontale Scheibe eingelassen waren, die nach einer Stunde jedesmal mit Hülfe eines Uhrwerkes plötzlich so weit gedreht wurde, dass ein anderes Gläschen unter die Ausflussröhre zu stehen kam.

Zur Veranschaulichung führe ich hier nach der graphischen Darstellung auf Taf. II (Curve I) Zahlenwerthe aus einem Experimente Baranetzky's mit Helianthus annuus an. Ich theile hier nur die Maxima und Minima mit, und bemerke, dass in den Zwischenzeiten die Curven ziemlich regelmässig steigen und fallen. Fiel das Maximum markirt auf eine einzelne Ordinate, so ist nur die bezügliche Stunde genannt, andernfalls sind die Stunden erwähnt, in welchen das Maximum einen gleichen oder einen etwas hin und her schwankenden Werth hat. Die Temperatur des Bodens schwankte während der Versuchsdauer höchstens um 0,5° C. Der Versuch begann am 29. Juni Morgens.

		Ausfluss pro Stunde.
29. Juni	11 U. Vo.	1,23 ccm
30. -	1 U. Vo.	0,3 -
- -	11 U. Vo. — 1 U. Na.	0,52 -
{ - -	11 U. Na.	0,22 -
{ 1. Juli	1 U. Vo.	0,23 -
{ - -	3 U. Vo.	0,22 -
- -	11 U. Vo. — 1 U. Na.	0,46 -
- -	11 U. Na.	0,18 -
2. -	11 U. Vo.	0,42 -
{ - -	9 U. Na.	0,24 -
{ 3. -	1 U. Vo.	0,26 -
- -	9—11 U. Vo.	0,42 -

Die Stunden zwischen 12 Uhr Nachts und 12 Uhr Mittags sind mit Vo., die übrigen mit Na. bezeichnet.

Der Ausfluss nimmt jetzt rasch ab und beträgt am 4. Juli Abends 7 Uhr, wo der Versuch abgebrochen wird, nur noch 0,05 ccm.

Entstehung des Blutungsdruckes.

§ 32. Um das Zustandekommen des Blutungsdruckes in der Pflanze etwas näher zu beleuchten, nehmen wir zunächst noch als gegeben hin, dass Zellen die Eigenschaft besitzen, Wasser einseitig hervorzupressen. Wenn solche Zellen, wie in der schematischen Figur 24, mantelförmig einen Hohlraum *h* um-

geben und gegen diesen hin die Hervortreibung von Wasser gerichtet ist, so wird endlich Wasser aus der oberen Oeffnung dieses Hohlraumes auslaufen, oder wenn diese geschlossen ist, ein Druck im Innern entstehen, welcher durch ein die Oeffnung abschliessendes Manometer angezeigt wird. Mit dem steigenden Drucke muss natürlich mehr und mehr Wasser nach Aussen filtriren und die endliche Druckhöhe ist als Gleichgewichtszustand erreicht, sobald die in der Zeiteinheit nach Aussen filtrirende Wassermenge der durch die Thätigkeit der Zellen nach Innen getriebenen Wassermenge gleich ist. Werden nun einige Zellen dieser Mantellage inaktiv, so wird in der Zeiteinheit natürlich weniger Wasser in den Innenraum *h* geschafft, und unter sonst gleichbleibenden Verhältnissen muss der Blutungsdruck sinken, weil ja diese inaktiven Zellen noch wie zuvor Wasser nach Aussen filtriren lassen. Eine freilich geringere Senkung dieses Druckes muss auch dann eintreten, wenn einige der Mantelzellen nicht gerade inaktiv werden, jedoch ihre wassereinpressende Eigenschaft theilweise einbüssen. In diesem, wie in jedem Falle, wenn nach Erreichung der endlichen Druckhöhe an einzelnen Stellen mehr Wasser nach Aussen als nach Innen geschafft wird, muss eine entsprechende Wassercirculation durch den Apparat gehen. Auf das nicht unwahrscheinliche Vorkommen solcher circulirenden Wasserbewegung in Pflanzen ist auch bereits in § 29 hingewiesen worden. Da nun, wie aus Späterem hervorgeht, die hervortreibende Kraft nur vom Protoplasmakörper ausgehen kann, so stellen auch die die Innen- und Aussenfläche des Cylinders (Fig. 24) verbindenden Querwände inaktives Areal vor, welches indess Filtration von Wasser gestattet und so eine gewisse Depression des Blutungsdruckes veranlassen wird. Vortheilhaft für den Blutungsdruck ist es aber, dass in den jungen, der Wasseraufnahme dienenden Wurzeltheilen die Epidermiszellen lückenlos aneinander stossen.



Fig. 24.

Lassen wir nun die Aussenwandung der Epidermiszellen in dem mit *c* in Fig. 24 bezeichneten Areale ganz undurchlässig für Wasser werden, so können diese Zellen dennoch Wasser nach *h* hervorpressen, weil ihnen ja von benachbarten Zellen aus Wasser zugeführt wird, und aus gleichem Grunde werden auch im Innern eines Pflanzenkörpers liegende Zellen Wasser hervortreiben können. Unter solchen Umständen kommt ein Blutungsdruck selbst dann zu Wege, wenn alle der Wasseraufnahme dienenden Epidermiszellen inaktiv sind, und vielleicht in der Wurzel überhaupt aktiv mitwirkende Zellen nicht existiren. Begreiflicherweise wird aber (ceteris paribus) der Blutungsdruck geringer ausfallen, wenn die Wasser durchlassenden Epidermiszellen der Wurzeln eine nach Innen wirkende Pumpkraft nicht entwickeln.

Die dargelegten Principien wird man leicht auf complicirtere Verhältnisse übertragen können. Auch ist nach dem Gesagten klar, dass zum Zustandekommen eines Blutungsdruckes im Innern der Pflanze eine aktive Pumpkraft in den Wurzeln nicht gerade nothwendig ist, und dieserhalb habe ich auch vermieden, den Blutungsdruck in der bisher üblichen Weise als Wurzeldruck zu bezeichnen. Welche Zellen in einem bestimmten Falle die aktiven sind, muss jedesmal speziell bestimmt werden. Von dem Protoplasmakörper dieser Zellen wird Wasser

zunächst in die Zellwandungen getrieben, in denen sich, sobald sie mit Wasser gesättigt sind, der Druck fortsetzt und von denen aus das Wasser auch seinen Weg in das Innere der Gefässe und überhaupt todter Elementarorgane nimmt.

Seit Dutrochet ist wohl nie mehr bezweifelt worden, dass der Blutungsdruck osmotischen Wirkungen entspringt, und in der That ist sein Zustandekommen an die Existenz lebender und turgescenter Zellen gekettet. In diesen ist aber bekanntlich die osmotische Druckkraft gegenüber dem Blutungsdruck zumeist sehr hoch, und wie es füglich auch nicht anders sein kann, wird die Kraft, mit welcher Wasser aus Zellen hervorgetrieben wird, nur ein Bruchtheil der in der Zelle bestehenden Druckkraft ausmachen. Doch ist wohl zu beachten, dass der Blutungsdruck als Resultante der vorerwähnten Verhältnisse im Allgemeinen geringer sein wird, als die Kraft, mit welcher mindestens aus einzelnen aktiven Zellen Wasser in die Umgebung hervortritt.

In jedem Falle muss zur Erzeugung eines Blutungsdruckes an irgend welchen Flächenstücken einer Zelle mehr Wasser nach Aussen befördert als aufgenommen werden, also eine Wasserströmung durch die aktiven Zellen gehen. Um dieser in causaler Hinsicht näher zu treten, wird zunächst entschieden werden müssen, ob in dem lebendigen Zellleib selbst oder in der äusseren Umgebung dieses, also in der Zellhaut und den diese imbibirenden Körpern, die Ursache solcher Wasserbewegung gegeben ist. Thatsächlich wird ja aus einer Zelle Wasser nach einer Seite hervortreten, und eventuell ein Wasserstrom durch die Zelle zu Stande kommen, wenn dieselbe einseitig mit einer osmotisch wirksameren Lösung in Contact steht. Man braucht nur ein Tröpfchen einer concentrirteren Salzlösung auf die Oberfläche einer turgescenten Wurzel aufzusetzen, um sogleich die erzielte osmotische Wasserbewegung in der Volumzunahme jenes Tröpfchens ausgesprochen zu finden (vgl. § 10), und eben dieses wird immer an einer turgescenten Zelle eintreten, sobald die Zellwandung nicht allseitig mit gleich wirksamer Flüssigkeit imbibirt ist. Thatsächlich entsteht in solcher Weise, wie weiterhin gezeigt wird, die Wasserausscheidung in Nektarien, welche eine Folge davon ist, dass an den fraglichen Stellen osmotisch wirkende Körper sich finden, sei es, dass sie hier entstehen, oder hierher befördert wurden.

Innerhalb der Pflanze sind die Zellhäute nie mit reinem Wasser imbibirt, und Ursachen für einen einseitigen Wasseraustritt sind in jedem Falle gegeben, wo entsprechende Differenzen in der osmotischen Leistungsfähigkeit der Imbibitionsflüssigkeit bestehen. Auch ist denkbar, dass dauernd gewisse Unterschiede durch Stoffmetamorphosen und Stoffwanderung in der Pflanze unterhalten werden, oder vielleicht könnte die Imbibitionsfähigkeit der eine Zelle umkleidenden Haut an verschiedenen Stellen ungleich sein, und so erzielt werden, dass die Plasmamembran stets an bestimmten Stellen mit ungleichwerthigen Lösungen in Contact steht. Ferner darf man nicht vergessen, dass schon sehr verdünnte Lösungen, resp. Concentrationsunterschiede, einer ansehnlichen osmotischen Druckkraft entsprechen können (§ 11). Dieses alles erwogen, darf man doch die Ursache eines höheren Blutungsdruckes in den ausserhalb des Protoplasmakörpers befindlichen Lösungen nicht suchen. Denn Unger[1]) fand den Blutungssaft des Weinstockes bis auf ein spezifisches Gewicht von 1,0004

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 444.

herabgehend, und diesem entspricht jedenfalls eine so geringe Concentration (in einer solchen Salpeterlösung würde $^1/_{60}$ Proc. enthalten sein), dass auch ein Körper hoher osmotischer Leistung einen Blutungsdruck von 1 Atmosphäre nicht erzeugen würde, selbst wenn er für diesen Zweck möglichst günstig in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwandungen vertheilt würde. Wäre diese Imbibitionsflüssigkeit maassgebend, so würde mit hoher Wahrscheinlichkeit eine ansehnliche Variation des Blutungsdruckes eingetreten sein, als eine 0,4procentige Wasserkulturlösung plötzlich durch reines Wasser ersetzt wurde, während ich thatsächlich nur eine geringe Schwankung beobachtete, als ich einen solchen Versuch mit einer in Wasserkultur erzogenen Maispflanze ausführte.

Es müssen deshalb innerhalb des lebendigen Protoplasmakörpers Verhältnisse bestehen, welche es mit sich bringen, dass Wasser einseitig aus Zellen hervorgepresst wird. Denn dieses würde durch die Zellwandung auch dann nicht erzielt werden, wenn verschiedene Flächenstücke derselben ungleichwerthig ausgebildet sind. Wie sowohl Qualitäten der Plasmamembran, als auch bestimmte Vertheilung der osmotisch wirksamen Zellinhaltsstoffe zu geeigneter Wasserauspressung führen können, habe ich in meinen »Osmotischen Untersuchungen« (p. 223) dargelegt, auf welche ich verweisen muss. Ob nun in Wirklichkeit eine der dort genannten Einrichtungen, oder ob vielleicht wie ein Pumpwerk wirkende Druckschwankungen (Pulsationen) in der Zelle den Blutungsdruck erzeugen, lässt sich auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse nicht entscheiden. Indess handelt es sich um Eigenschaften, welche nicht allen pflanzlichen Zellen zukommen, und die in einer bestimmten Zelle nicht zu allen Zeiten in derselben Qualität fortbestehen müssen.

Einen lehrreichen Fall einseitiger Wasserausscheidung durch bestimmte Reize bieten die auf der inneren Blattseite von Dionaea muscipula befindlichen Drüsenhaare, welche durch sehr geringe Mengen stickstoffhaltiger Substanzen, nicht aber durch mechanische Reizung, zu reichlicher Secretion von Säure und Pepsin enthaltender Flüssigkeit veranlasst werden, und nach Entfernung der wirkenden Ursache auf den früheren Zustand zurückkehren[1]. Auch Drosera und andere fleischverdauende Pflanzen bieten Beispiele, wie durch bestimmte Einflüsse Ausscheidung von Wasser oder löslichen Stoffen veranlasst wird. Zum Theil und insbesondere auch bei Dionaea kommen diese Ausscheidungen so zu Stande, dass nicht in der osmotischen Wirkung eines ausserhalb befindlichen Stoffes, sondern in Eigenschaften des Protoplasmakörpers die Ursache liegen muss. Wo vorhanden, greifen aber osmotische Leistungen der umgebenden oder die Zellhaut imbibirenden Lösung in das Resultat der Wasserausscheidung ein, und stets wird es in concreten Fällen spezieller Prüfung bedürfen, ob die Ursache zu solchen Ausscheidungen durch die ausserhalb oder innerhalb der Zelle bestehenden Verhältnisse gegeben ist.

Die von Dutrochet[2] versuchte Erklärung des Blutens ist ungenügend, während Hofmeister[3] die Sache insoweit im Allgemeinen richtig auffasste, als es sich um Einpressen von Wasser in das Innere der Pflanze als Ursache des Phänomens handelt. Hinsichtlich der causalen Zurückführung des Blutungsdruckes auf die Thätigkeit einzelner Zellen mussten die Deutungen Hofmeister's und der sich im Wesentlichen ihm anschliessenden anderen

---

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen, übers. von Carus 1876, p. 276.
2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 202. 3) Flora 1858, p. 8, 1862, p. 142.

zunächst in die Zellwandungen getrieben, in denen sich, sobald sie mit Wasser gesättigt sind, der Druck fortsetzt und von denen aus das Wasser auch seinen Weg in das Innere der Gefässe und überhaupt todter Elementarorgane nimmt.

Seit Dutrochet ist wohl nie mehr bezweifelt worden, dass der Blutungsdruck osmotischen Wirkungen entspringt, und in der That ist sein Zustandekommen an die Existenz lebender und turgescenter Zellen gekettet. In diesen ist aber bekanntlich die osmotische Druckkraft gegenüber dem Blutungsdruck zumeist sehr hoch, und wie es füglich auch nicht anders sein kann, wird die Kraft, mit welcher Wasser aus Zellen hervorgetrieben wird, nur ein Bruchtheil der in der Zelle bestehenden Druckkraft ausmachen. Doch ist wohl zu beachten, dass der Blutungsdruck als Resultante der vorerwähnten Verhältnisse im Allgemeinen geringer sein wird, als die Kraft, mit welcher mindestens aus einzelnen aktiven Zellen Wasser in die Umgebung hervortritt.

In jedem Falle muss zur Erzeugung eines Blutungsdruckes an irgend welchen Flächenstücken einer Zelle mehr Wasser nach Aussen befördert als aufgenommen werden, also eine Wasserströmung durch die aktiven Zellen gehen. Um dieser in causaler Hinsicht näher zu treten, wird zunächst entschieden werden müssen, ob in dem lebendigen Zellleib selbst oder in der äusseren Umgebung dieses, also in der Zellhaut und den diese imbibirenden Körpern, die Ursache solcher Wasserbewegung gegeben ist. Thatsächlich wird ja aus einer Zelle Wasser nach einer Seite hervortreten, und eventuell ein Wasserstrom durch die Zelle zu Stande kommen, wenn dieselbe einseitig mit einer osmotisch wirksameren Lösung in Contact steht. Man braucht nur ein Tröpfchen einer concentrirteren Salzlösung auf die Oberfläche einer turgescenten Wurzel aufzusetzen, um sogleich die erzielte osmotische Wasserbewegung in der Volumzunahme jenes Tröpfchens ausgesprochen zu finden (vgl. § 10), und eben dieses wird immer an einer turgescenten Zelle eintreten, sobald die Zellwandung nicht allseitig mit gleich wirksamer Flüssigkeit imbibirt ist. Thatsächlich entsteht in solcher Weise, wie weiterhin gezeigt wird, die Wasserausscheidung in Nektarien, welche eine Folge davon ist, dass an den fraglichen Stellen osmotisch wirkende Körper sich finden, sei es, dass sie hier entstehen, oder hierher befördert wurden.

Innerhalb der Pflanze sind die Zellhäute nie mit reinem Wasser imbibirt, und Ursachen für einen einseitigen Wasseraustritt sind in jedem Falle gegeben, wo entsprechende Differenzen in der osmotischen Leistungsfähigkeit der Imbibitionsflüssigkeit bestehen. Auch ist denkbar, dass dauernd gewisse Unterschiede durch Stoffmetamorphosen und Stoffwanderung in der Pflanze unterhalten werden, oder vielleicht könnte die Imbibitionsfähigkeit der eine Zelle umkleidenden Haut an verschiedenen Stellen ungleich sein, und so erzielt werden, dass die Plasmamembran stets an bestimmten Stellen mit ungleichwerthigen Lösungen in Contact steht. Ferner darf man nicht vergessen, dass schon sehr verdünnte Lösungen, resp. Concentrationsunterschiede, einer ansehnlichen osmotischen Druckkraft entsprechen können (§ 11). Dieses alles erwogen, darf man doch die Ursache eines höheren Blutungsdruckes in den ausserhalb des Protoplasmakörpers befindlichen Lösungen nicht suchen. Denn Unger[1] fand den Blutungssaft des Weinstockes bis auf ein spezifisches Gewicht von 1,0001

---

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 444.

herabgehend, und diesem entspricht jedenfalls eine so geringe Concentration (in einer solchen Salpeterlösung würde $^1/_{60}$ Proc. enthalten sein), dass auch ein Körper hoher osmotischer Leistung einen Blutungsdruck von 1 Atmosphäre nicht erzeugen würde, selbst wenn er für diesen Zweck möglichst günstig in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwandungen vertheilt würde. Wäre diese Imbibitionsflüssigkeit maassgebend, so würde mit hoher Wahrscheinlichkeit eine ansehnliche Variation des Blutungsdruckes eingetreten sein, als eine 0,4procentige Wasserkulturlösung plötzlich durch reines Wasser ersetzt wurde, während ich thatsächlich nur eine geringe Schwankung beobachtete, als ich einen solchen Versuch mit einer in Wasserkultur erzogenen Maispflanze ausführte.

Es müssen deshalb innerhalb des lebendigen Protoplasmakörpers Verhältnisse bestehen, welche es mit sich bringen, dass Wasser einseitig aus Zellen hervorgepresst wird. Denn dieses würde durch die Zellwandung auch dann nicht erzielt werden, wenn verschiedene Flächenstücke derselben ungleichwerthig ausgebildet sind. Wie sowohl Qualitäten der Plasmamembran, als auch bestimmte Vertheilung der osmotisch wirksamen Zellinhaltsstoffe zu geeigneter Wasserauspressung führen können, habe ich in meinen »Osmotischen Untersuchungen« (p. 223) dargelegt, auf welche ich verweisen muss. Ob nun in Wirklichkeit eine der dort genannten Einrichtungen, oder ob vielleicht wie ein Pumpwerk wirkende Druckschwankungen (Pulsationen) in der Zelle den Blutungsdruck erzeugen, lässt sich auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse nicht entscheiden. Indess handelt es sich um Eigenschaften, welche nicht allen pflanzlichen Zellen zukommen, und die in einer bestimmten Zelle nicht zu allen Zeiten in derselben Qualität fortbestehen müssen.

Einen lehrreichen Fall einseitiger Wasserausscheidung durch bestimmte Reize bieten die auf der inneren Blattseite von Dionaea muscipula befindlichen Drüsenhaare, welche durch sehr geringe Mengen stickstoffhaltiger Substanzen, nicht aber durch mechanische Reizung, zu reichlicher Secretion von Säure und Pepsin enthaltender Flüssigkeit veranlasst werden, und nach Entfernung der wirkenden Ursache auf den früheren Zustand zurückkehren[1]. Auch Drosera und andere fleischverdauende Pflanzen bieten Beispiele, wie durch bestimmte Einflüsse Ausscheidung von Wasser oder löslichen Stoffen veranlasst wird. Zum Theil und insbesondere auch bei Dionaea kommen diese Ausscheidungen so zu Stande, dass nicht in der osmotischen Wirkung eines ausserhalb befindlichen Stoffes, sondern in Eigenschaften des Protoplasmakörpers die Ursache liegen muss. Wo vorhanden, greifen aber osmotische Leistungen der umgebenden oder die Zellhaut imbibirenden Lösung in das Resultat der Wasserausscheidung ein, und stets wird es in concreten Fällen spezieller Prüfung bedürfen, ob die Ursache zu solchen Ausscheidungen durch die ausserhalb oder innerhalb der Zelle bestehenden Verhältnisse gegeben ist.

Die von Dutrochet[2] versuchte Erklärung des Blutens ist ungenügend, während Hofmeister[3] die Sache insoweit im Allgemeinen richtig auffasste, als es sich um Einpressen von Wasser in das Innere der Pflanze als Ursache des Phänomens handelt. Hinsichtlich der causalen Zurückführung des Blutungsdruckes auf die Thätigkeit einzelner Zellen mussten die Deutungen Hofmeister's und der sich im Wesentlichen ihm anschliessenden anderen

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen, übers. von Carus 1876, p. 276.

2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 202. 3) Flora 1858, p. 8, 1862, p. 142.

Forscher unzureichend ausfallen, da unrichtigerweise die Zellhaut als der osmotisch bestimmende Theil der Zelle angesehen und in der Qualität der Zellhaut die Ursache einseitiger Wasserauspressung gesucht wurde. Ebenso wurde die Bedeutung einer ausserhalb der Zelle befindlichen und die Zellhaut imbibirenden Lösung nicht erkannt, worin freilich nicht bei dem Blutungsdruck, jedoch in den diesem allgemein als analog angereihten Nektarien die Ursache der Wasserausscheidung beruht. Eine der obigen Darstellung conforme Darlegung der principiellen Gesichtspunkte gab ich in meinen »Osmotischen Untersuchungen« (p. 223). In diesen ist auch dargethan, wie die zur Veranschaulichung von Hofmeister und nach gleichem Princip von Anderen[1]) zusammengestellten Apparate den in der Pflanze gegebenen Bedingungen nicht genügend entsprechen. Ich unterlasse es, näher hierauf einzugehen, indem ich auf meine citirte Arbeit verweise.

Wasserabgabe aus unverletzten Pflanzentheilen.

§ 33. Eine Ausscheidung von wässriger Flüssigkeit kommt an oberirdischen Pflanzentheilen ziemlich häufig vor, dürfte indess auch an unter der Erde befindlichen und submersen Pflanzentheilen nicht fehlen (vgl. § 29). Wir halten uns hier allein an oberirdische Pflanzentheile, an welchen zumeist nur bestimmte Stellen zur Ausscheidung von Wasser dienen, und zwar sowohl offene Ausführungsgänge, als auch oberflächliche Gewebepartien, deren Cuticula gewöhnlich nicht oder nur wenig während der Secretion entwickelt ist. Ein Hervortreten von Wasser aus Oeffnungen kommt namentlich an Laubblättern nicht weniger Pflanzen vor, bei welchen an den Blattzähnen oder auch an anderen Stellen befindliche Wasserspalten als Ausführungsgänge von Intercellularräumen funktioniren, in denen sich bei genügender Saftfülle Wasser ansammelt. An der Spitze jüngerer Grasblätter dagegen bilden sich häufig Risse in der Epidermis und den angrenzenden Zelllagen, aus welchen in ähnlicher Weise wie aus Wasserspalten Flüssigkeitstropfen erscheinen können. In diesen Fällen wird das Wasser durch einen im Innern der Pflanze entwickelten Blutungsdruck nach Aussen befördert, und insofern schliesst sich das Phänomen dem in dem vorigen Paragraphen behandelten Bluten an, bei welchem die Ausführungsöffnungen nicht normal entstehen, sondern durch Verletzungen künstlich hergestellt werden.

Um eine einseitige Ausscheidung von Wasser handelt es sich sowohl da, wo durch die Thätigkeit von Binnenzellen ein Blutungsdruck entsteht, als auch da, wo die secernirenden Zellen oberflächlich liegen, und es zur Ausscheidung von Flüssigkeit der Vermittlung eines Ausführungsganges nicht bedarf. Eine solche oberflächliche Lage ist in den Nektarien gegeben, welche sich bekanntlich in vielen Blüthen, aber auch an gewissen Laubblättern finden; ferner an Drüsenhaaren, welche auch den schon erwähnten (§ 32), in Folge gewisser Reize eintretenden Wasseraustritt am Blatte von Dionaea muscipula vermitteln und, wie es scheint, allein die in dem Kamme von Nepenthes sich ansammelnde Flüssigkeit secerniren. Schon in den Drüsenhaaren sehen wir frei hervorragende Zellen Flüssigkeit secerniren, und solches kommt auch bei Pilzen vor. So bei den einzelligen Mucor-Arten und bei Pilobolus crystallinus, an deren über das Substrat hervorragenden Fruchtträgern auf der Spitze oder seitlich ein oder

---

1) So von Hoffmann (Annal. d. Physik u. Chemie, Bd. 117, p. 264); Sachs (Experimentalphysiologie 1865, p. 207); Detmer (Beiträge zur Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 21).

einige Wassertröpfchen in einem feuchten Raum häufig erscheinen, ferner ebenso bei den gegliederten Hyphen von Penicillium und anderen Schimmelpilzen [1]. Auch an manchen zusammengesetzten Pilzkörpern kann Wasser ausgeschieden werden, z. B. bei Nyctalis asterophora, Hypochnus, einigen Polyporus-Arten, an den wachsenden Spitzen von Hypoxylon carpophilum [2], am Hymenium von Merulius lacrymans und an manchen Sclerotien.

Die ausgeschiedene Flüssigkeit ist entweder, so die aus Wasserspalten hervortretende, wie der Blutungssaft, eine sehr verdünnte Lösung oder substanzreicher, wie in den Nektarien, wo schon der Geschmack den oft ansehnlichen Zuckergehalt erkennen lässt. In den Nektarien hängt die Wasserausscheidung allein von der osmotischen Wirkung der ausserhalb der Zellen befindlichen löslichen Stoffe ab, während es wahrscheinlich ist, dass der Druck, welcher die Secretion aus Wasserspalten veranlasst, in analoger Weise wie der Blutungsdruck zu Stande kommt. Doch lassen sich die verschiedenen Vorgänge der Wasserausscheidung nicht streng getrennt halten, je nachdem sie durch osmotische Saugung oder durch eine aktive Wasserhervorpressung aus Zellen zu Stande kommen; denn überall, wo ausserhalb des lebendigen Zellenleibes osmotisch wirkende Stoffe in entsprechender Vertheilung vorhanden sind, muss diesen auch eine Mitwirkung zufallen, und möglicherweise spielen in einzelnen Fällen beide Ursachen eine gleich bedeutungsvolle Rolle.

Abgesehen von den Nektarien, sind aber auch die vorliegenden Kenntnisse über die Ursache der Wasserausscheidungen vielfach zu unvollkommen, um hinsichtlich der causalen Entstehung den verschiedenen Fällen den richtigen Platz anweisen zu können. Doch lässt sich annehmen, dass, wie bei den Nektarien, die Wasserausscheidung der meisten Drüsenhaare durch osmotische Saugung zu Wege kommt, jedoch nicht bei allen, da bei Dionaea eine aktive Hervorpressung aus Zellen vorliegt, und wahrscheinlich auch bei Nepenthes, vielleicht auch bei Drosera, die Wassersecretion aus Drüsen vermittelst oder wenigstens unter Mitwirkung solcher Aktivität der Zellen entstehen dürfte. Der reichliche Zuckergehalt in der Wasserausscheidung der Sclerotien von Claviceps (de Bary l. c.) lässt eine den Nektarien analoge Ursache vermuthen. Auch die Wassertropfen an Pilobolus scheinen nach noch mitzutheilenden Erfahrungen osmotischer Saugung den Ursprung zu verdanken.

Der Wassergehalt der Pflanzen hat begreiflicherweise immer Einfluss auf die Wasserausscheidung aus Pflanzen, doch dauert diese in Nektarien durchgehends fort, wenn die Pflanze nicht mit Wasser gesättigt ist, während unter diesen Umständen das Hervortreten von Tropfen aus offenen Ausführungsgängen nicht stattfindet. Diese Hemmung entspringt hier den gleichen Ursachen, welche das Bluten nicht völlig turgescenter Pflanzen verhindern, und selbst wenn in solchen einzelne Zellen noch Wasser hervorpressen sollten, so würde doch ein Austritt nicht stattfinden, so lange andere Zellen vorhanden sind, welche Wasser aufsaugen. In den Nektarien kann hingegen Wasser nach Aussen hervortreten, weil auch nicht völlig turgescenten Zellen eine Lösung noch Wasser entzieht, sofern deren osmotische Wirkung genügend ist.

---

1) Vgl. de Bary, Morphol. u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866, p. 228.

2) J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 472.

Hervorpressung von Wassertropfen durch Blutungsdruck.

§ 34. Eine durch Blutungsdruck vermittelte Wasserausscheidung an oberirdischen Pflanzentheilen stellt sich zwar nicht bei allen, jedoch bei zahlreichen Pflanzen ein, wenn dieselben in einem turgescenten Zustand in einem wasserdampfreichen Raume gehalten werden. Demgemäss kommt dieses Phänomen an lebhaft transpirirenden Pflanzen nicht vor, tritt aber im Freien unter geeigneten Bedingungen, z. B. in der Nacht, nicht selten ein. Sehr gewöhnlich sind es sogen. Wasserporen, aus denen Wassertropfen hervortreten, doch können diese auch, wenigstens wenn in abgeschnittene Stengeltheile unter genügendem Druck Wasser gepresst wird, nach Moll[1]) unter Injektion von Intercellularräumen aus sonst luftführenden Spaltöffnungen zum Vorschein kommen, oder bei manchen Pflanzen auch an Stellen, an welchen offene Ausführungsgänge sich nicht finden, durch Zellen hervordringen. In einzelnen Fällen, wie an der Blattspitze junger Gräser, dienen auch Einreissungen der Gewebe als Austrittsstellen für Wasser. Eine Ausscheidung von Flüssigkeit aus Wasserporen zeigen sehr schön Colocasia und andere Aroideen, welche gegen die Blattspitze hin 2 bis 3 besonders grosse, z. Th. schon mit freiem Auge wahrnehmbare Poren besitzen. Ferner ist solche Wasserausscheidung an den Blattzähnen vieler Pflanzen (sehr schön bei Impatiens noli tangere und Balsamina, dann bei Fuchsia, Tropaeolum, Vitis, Brassica, Salix u. a.) zu beobachten, wenn Topfpflanzen unter eine Glocke gesetzt werden oder in Zweige Wasser unter einem Quecksilberdruck von 10 bis 30 cm eingepresst wird, während die Pflanzen sich in einem dampfgesättigten Raume befinden.

Es ist hier nicht nöthig, näher auf den anatomischen Bau dieser Poren einzugehen, da derselbe bei de Bary[2]) behandelt ist. Kurz bemerkt sei nur, dass bei Aroideen die Wasserporen die Ausführungsgänge von Intercellularräumen sind, welche die marginalen Gefässbündel im Blatte begleiten, während bei vielen anderen Pflanzen der Intercellularraum auf einen unterhalb des Porus befindlichen grösseren oder kleineren, einer Athemhöhle ähnlichen Raum beschränkt ist. Da dieser Raum gewöhnlich von lückenlos aneinanderschliessenden zartwandigen Zellen begrenzt ist, so muss das austretende Wasser seinen Weg durch dieses Gewebe nehmen, wobei übrigens unentschieden bleibt, ob diese Zellen selbst aktiv thätig sind oder nur als Filtrationswege für Wasser dienen, dessen Zuleitung offenbar dadurch erleichtert wird, dass ein Gefässbündelstrang unterhalb des fraglichen Gewebes zu endigen pflegt. Ohne die Aktivität jener Zellen auszuschliessen, sprechen doch für Durchpressung von Wasser als mindestens wesentlich mitspielende Ursache die Experimente, in welchen unter Anwendung von künstlichem Druck nicht nur Wassertropfen schnell erschienen[3]), sondern auch, wie Moll (l. c. p. 86) zeigte, in dem ange-

---

1) Unters. üb. Tropfenausscheidung und Injektion der Blätter 1880. — Separatabz. aus Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie, Amsterdam. Vorläufige Mittheilung, Bot. Ztg. 1880, p. 49. — Moll nennt allgemein solche Austrittsstellen für Wasser Emissorien.

2) Anatomie 1877, p. 54 u. 391. Einiges auch bei Reinke, Jahrb. f. wiss. Botanik 1876, Bd. 10, p. 119. — Hier u. bei Moll l. c., auch weitere Beispiele für Tropfenausscheidung. Aeltere Literatur bei Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1858, Bd. 28, p. 112.

3) Solches beobachtet von de Bary (Bot. Ztg. 1869, p. 883 Anmerkung); Prantl (Flora 1872, p. 381).

wandten Wasser gelöster Farbstoff von Phytolacca decandra in dem hervortretenden Wassertropfen nachzuweisen war. In analogem Sinne wirkt der in turgescenter Pflanze entstehende Blutungsdruck, und die fragliche Wasserausscheidung erscheint somit als eine Folge des geringen Filtrationswiderstandes, welchen die fraglichen zartwandigen Gewebe entgegensetzen.

Gegen eine ansehnlichere Aktivität jenes kleinzelligen Gewebes (Epithema) spricht auch der Umstand, dass an abgeschnittenen und in Wasser gestellten Pflanzentheilen die Wasserausscheidung an den Blattzähnen ganz unterbleibt oder doch nur kurze Zeit und sehr abgeschwächt zum Vorschein kommt, wie es an Impatiens balsamina und an Fuchsia spec. von Herrn Wilson beobachtet wurde. Uebrigens ist es für die Druckfiltration gleichgültig, in welchen Theilen des Pflanzenkörpers der Blutungsdruck seinen Ursprung nimmt, und das negative Verhalten abgeschnittener Pflanzen schliesst die Stengel nicht als aktiv mitwirkende Theile aus, weil ja die in Wasser befindliche Schnittfläche relativ leicht Wasser nach Aussen filtriren lässt und so eine Depression des angestrebten Blutungsdruckes herbeiführen muss. Bei Aroideen wird in den genannten Intercellularraum Wasser aus dem Blattstiel in das Blatt transportirt, und demgemäss fand auch Duchartre[1]) nach Wegschneiden des Blattes von Colocasia antiquorum Wasser aus dem geöffneten Kanal fortdauernd hervortreten. Ob auch das Blatt aktiv beim Einpressen von Wasser in diesen Kanal mitwirkt, ist nicht sicher zu sagen, doch nicht unmöglich, da nach Duchartre eine geringe Ausscheidung aus dem Porus fortdauern soll, wenn durch einen Einschnitt an der Basis des Blattes die Communication unterbrochen ist, während ein in der Nähe der Blattspitze angebrachter Einschnitt die Ausscheidung bei Colocasia ganz aufhob.

Bei den meisten Pflanzen erscheinen an den secernirenden Stellen einzelne Tröpfchen, welche selbst unter günstigen Verhältnissen nur selten oder gar nicht abfallen, doch kommt bei Aroideen auch reichlichere Wasserausscheidung zu Wege. Musset[2]) sah bei Colocasia esculenta bis zu 85 Tropfen, Duchartre (l. c. p. 250) bei Colocasia antiquorum 25—26 Tropfen in einer Minute von der Blattspitze abfallen, und die von letztgenannter Pflanze in einer Nacht gesammelte Flüssigkeit betrug 22,6 gr. Während die Tropfen sich sonst langsam anzusammeln pflegen, sah Musset dieselben mit gewisser Gewalt hervorgepresst und bis zu $3^3/_4$ Zoll weit fortgeschleudert werden. Ja Munting (1672)[3]) erzählt sogar, was spätere Forscher freilich nicht wieder beobachteten, dass er aus Aroideenblättern einen feinen Wasserstrahl wie eine Fontäne habe hervorspringen sehen.

Die aus Wasserporen austretende Flüssigkeit ist, ähnlich wie der Blutungssaft, eine sehr verdünnte Lösung. In Untersuchungen Unger's[4]) an Richardia aethiopica, Colocasia antiquorum, Zea mais und Brassica cretica ergab sich der Gehalt an festen (zum guten Theil an-

1) Annal. d. scienc. naturell. 1859, IV sér., Bd. 12, p. 267. — Die fraglichen Kanäle hatte als Ausführungsgänge bereits Schmidt erkannt (Linnaea 1831, Bd. 6, p. 65). Näheres über dieselben bei de la Rue, Bot. Ztg. 1866, p. 317.

2) Compt. rend. 1865, Bd. 61, p. 683.

3) Nach einem Referat in Flora 1837, p. 717.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1858, Bd. 28, p. 19. — Einige Untersuchungen über Aroideen auch bei Duchartre l. c. p. 241.

organischen) Bestandtheilen zwischen 0,001 und 0,0007 Procent. Aus solcher verdunstenden Flüssigkeit stammen auch die Schüppchen aus Calciumcarbonat, welche sich an Blättern mancher Saxifraga-Arten über den Wasserspalten absetzen, ebenso voraussichtlich die Kalkschüppchen bei Plumbagineen und einigen anderen Pflanzen[1]. Etwas reicher an gelösten Stoffen ist die in Bechern von Nepenthes ausgeschiedene Flüssigkeit, in der Völcker[2]) 0,92—0,85 Proc. festen Rückstand fand. In dieser Flüssigkeit, sowie auch in der bei Dionaea muscipula und anderen fleischverdauenden Pflanzen ausgeschiedenen, sind Pepsin und freie organische Säuren gelöst (vgl. § 47). Während bei Dionaea über aktive Hervorpressung der secernirten Flüssigkeit kein Zweifel sein kann, muss es bei Nepenthes dahin gestellt bleiben, ob solche Aktivität — wie das wohl der Fall sein dürfte — oder ob osmotische Saugung die Füllung der Becher veranlasst[3]. Jedenfalls wird bei dieser Pflanze Wasser nur mit geringer Kraft hervorgetrieben, da fernere Ausscheidung schon aufhört, wenn durch partielle Anfüllung der Becher ein entsprechender Wasserdruck zu Stande gekommen ist. Uebrigens liegt die Ursache der Secretion bei Nepenthes und Dionaea entweder in den Drüsenhaaren, oder wenigstens in Blattzellen, da die Becher jener Pflanze sich auch mit Wasser füllen, wenn abgeschnittene Blätter in Wasser eingestellt werden (Wunschmann l. c. p. 31), und ebenso an abgeschnittenen Blättern von Dionaea die Wasserausscheidung in Folge entsprechender Reize eintritt.

Wasserausscheidung in Nektarien.

§ 35. Eine Folge osmotischer Saugung ist durchgehends die Wasserausscheidung in Nektarien, welche bekanntlich in sehr vielen Blüthen, jedoch auch an manchen Blättern vorkommen, wie z. B. auf der unteren Blattseite bei Prunus laurocerasus, am Blattstiel von Acacia lophantha und Prunus avium[4]). Dieses Secret ist stets reich an gelösten, insbesondere an zuckerartigen Stoffen, die sich durch den süssen Geschmack des Nektars ohne weiteres bemerklich machen. Wilson fand für den Nektar aus den Blüthen von Fritillaria imperialis 3 Proc. wesentlich aus organischer Substanz bestehenden Rückstand, und offenbar kann der Nektar noch viel substanzreicher sein, da Buchner[5]) für Agave americana dessen spezifisches Gewicht zu 1,05, für Agave lurida sogar zu 1,2 bestimmte. Falls nur Zucker gelöst wäre, würde schon bei einem spezifischen Gewicht von 1,05 die Lösung 10 Procent enthalten.

Dass die Wasserausscheidung nicht, wie bis dahin allgemein angenommen wurde, durch Auspressung von Wasser zu Stande kommt, zeigten mir sogleich einige Versuche mit Blüthen von Fritillaria imperialis, weiterhin ist dann dieses Thema einer kritischen Untersuchung im Tübinger botanischen Institute von Herrn Wilson unterzogen, auf dessen Versuche sich das Folgende stützt. Der strenge Beweis, dass die Wasserausscheidung durch osmotische Saugung erzielt wird, ist damit geliefert, dass jene immer aufhört, sobald die osmotisch wirkenden Stoffe beseitigt sind, durch Einbringen solcher in die Nektarien die Secretion aber sogleich wieder veranlasst werden kann. Wendet man etwas ältere

1) Näheres de Bary, Anatomie 1877, p. 113.

2) Nach Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes 1872, p. 25.

3) Ueber die Drüsenhaare in dem Becher von Nepenthes vgl. Wunschmann l. c. p. 12 und de Bary l. c. p. 107.

4) Weitere Beispiele u. Literaturangaben bei Caspary, de nectariis 1848; Martinet, Annal. des scienc. naturell. 1872, V sér., Bd. 14, p. 188; Reinke, Jahrb. f. wiss. Botanik 1876, Bd. 10, p. 119; Jürgens, Bot. Ztg. 1873, p. 711; Behrens, Flora 1879, p. 2. — In diesen Schriften, sowie in de Bary's Anatomie p. 93, ist auch der Bau der Nektarien behandelt.

5) Citirt nach Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 446.

Blüthen von Fritillaria imperialis an, so ist die Secretion fast immer vollständig aufgehoben, wenn aus den grossen Nektarien im Grunde des Perigons sämmtliche gelöste Stoffe durch Auswaschen mit Wasser entfernt werden. Um dasselbe zu erreichen, muss solche Auswaschung an etwas jüngeren Blüthen gewöhnlich zweimal, an noch nicht geöffneten Blüthen meist drei- bis viermal wiederholt werden, da nach der ersten Operation die Ausscheidung, jedoch in schwächerem Maasse, wiederkehrt. Ist die Secretion einmal beseitigt, so kehrt sie überhaupt nicht wieder, kann indess jederzeit baldigst in der früheren Weise erzeugt werden, wenn ganz wenig einer concentrirten Zuckerlösung oder ein winziges Fragment angefeuchteten Zuckers in die Nektarien gebracht wird, und nun erlischt die Ausscheidung in den alternden Blüthen nicht früher, als solches normalerweise der Fall ist. Analoge Resultate wurden mit anderen Blüthen, so auch mit denen von Acer Pseudoplatanus, gewonnen, in welchen Spaltöffnungen an dem Nektar abscheidenden Discus sich finden. Auch die Erfahrungen an den Nektar absondernden Blattstielen von Acacia lophantha und an den Blättern von Prunus laurocerasus stimmen mit obigem überein. Bei der letztgenannten Pflanze bedurfte es, je nachdem jüngere oder ältere Blätter gewählt wurden, 2 bis 6maliger Abwaschung, ehe die Nektarien in dampfgesättigter Luft trocken blieben.

Die osmotisch wirkende Substanz stammt offenbar theilweise aus einer Metamorphose in den Aussenwandungen der entsprechenden Epidermiszellen, eine Metamorphose, welche gewöhnlich mit einer Sprengung der zuvor gebildeten Cuticula verbunden ist. Indess scheiden auch die Zellen der Nektarien gelöste Stoffe aus. Dieser Prozess dürfte allgemein thätig eingreifen und in manchen Fällen überhaupt allein das osmotisch wirkende Material liefern. Denn die erwähnte Zellstoffmetamorphose ist nicht in allen Nektarien zu bemerken und die nach dem Auswaschen wiederkehrende Füllung der Nektarien wird durch Stoffe veranlasst, welche aus dem Inneren des angrenzenden Zellgewebes nach Aussen geschafft werden; unter diesen Stoffen ist Glycose in jedem Nektartropfen durch Fehling'sche Kupferlösung leicht zu erkennen. Welche Verhältnisse die Hinausschaffung solcher Substanzen in den Nektarien verursachen, ist eine besondere und zur Zeit nicht befriedigend zu beantwortende Frage, welche indess in analoger Weise bei allen Vorgängen der Stoffwanderung wiederkehrt. Soviel ist aber aus obigen Versuchen zu entnehmen, dass die secernirenden Gewebe der Nektarien nicht unbegrenzt osmotisch wirksame Körper auszugeben vermögen und diese Eigenschaft mit dem Alter mehr und mehr verlieren.

Da die Secretion in Nektarien auf localer osmotischer Saugung beruht, dauert dieselbe auch an abgetrennten Pflanzentheilen fort, wie Unger[1]) bereits für die Nektarien an den Blattstielen von Acacia constatirte und wie an in Wasser stehenden Blüthen, ja selbst an isolirten Blüthentheilen leicht zu beobachten ist. Ausserdem hört die Secretion auch an Pflanzen nicht auf, welche mit Wasser nicht gesättigt sind. Selbst als beblätterte Zweige von Prunus laurocerasus durch Wasserverlust um 26,9 Proc. leichter geworden waren, fand Wilson noch merkliche Secretion der Blattnektarien, wenn nun die gewelkten Zweige in

1) Flora 1844, p. 707 Anmerkung.

einen feuchten Raum kamen, in welchem sie übrigens an Gewicht nicht zunahmen. In trockener Luft können natürlich auch Nektarien zum Abtrocknen gebracht werden, und in diesem Falle wird sicher ein Theil der gelösten Stoffe in das Zellgewebe, zum mindesten in die Zellwandungen wieder aufgenommen. Im Allgemeinen aber sind die in den Nektarien ausgeschiedenen plastischen Stoffe nicht dazu bestimmt, wieder in den Stoffwechsel der Pflanze gezogen zu werden, und nicht wenige Blüthen fallen ab, während die daran befindlichen Nektarien noch secerniren, deren Bedeutung als Lockspeise für Insekten übrigens zur Genüge bekannt ist[1]. — Es sei auch noch bemerkt, dass die Nektarien für Filtration unter Druck keineswegs besonders bevorzugte Eigenschaften besitzen und dieserhalb beim Einpressen von Wasser in abgeschnittene Pflanzen an den Nektarien nicht leichter, als an vielen anderen Stellen Wasser zum Vorschein kommt.

Eine gesteigerte Transpiration vermag natürlich Nektarien trocken zu halten, wenn durch dieselbe ebensoviel Wasser weggenommen, als durch die osmotische Saugung hineingeschafft wird. Dagegen hemmt Transpiration indirekt, indem sie den Turgescenzzustand vermindert, die Secretion in Nektarien nicht so leicht, wie die durch Blutungsdruck vermittelte Wasserauspressung. Deshalb muss es auch fraglich bleiben, ob die am Tage geringere Wasserausscheidung, welche Duchartre (l. c.) an Blättern von Aroideen beobachtete, nicht auf die Tags gesteigerte Transpiration fällt, und ebenso können die Experimente Unger's[2] mit Aroideen diese Zweifel nicht beseitigen. Immerhin ist es denkbar, dass, so gut wie eine von der Transpiration direkt unabhängige tägliche Periodicität des Saftausflusses an verletzten Pflanzen bekannt ist, eine solche Periodicität auch für die Tropfenausscheidung besteht. In der That sollen nach Korthals[3] die Becher von Nepenthes am Tage mehr Wasser enthalten, als in der Nacht; doch bedarf diese nicht widerspruchsfreie Angabe zunächst näherer Prüfung, und zudem bleibt es fraglich, ob es sich hier um eine Variation aktiver Wasserauspressung oder osmotischer Saugung handeln wird. Thatsächlich hat nämlich Beleuchtung einen entschiedenen Einfluss auf die Wasserausscheidung in gewissen Nektarien, welche nach Ch. Darwin[4] bei ungenügendem Lichte an den Nebenblättern von Vicia sativa und in den Blüthen von Lobelia erinus aufhört. Ferner fand Wilson, dass die Nektarien auf der Rückseite der Nebenblätter von Vicia faba überhaupt nicht zur Secretion kamen, wenn die Pflanzen in stark diffusem Sonnenlicht erzogen wurden. Unter diesen Bedingungen blieben auch die mit Fliesspapier abgetrockneten Nektarien trocken, welche zuvor an einem Südfenster stark ausgeschieden hatten und bei dieser Beleuchtung nach dem Abtrocknen gleichfalls wieder secernirten. Das Licht muss hier also irgend einen Einfluss auf Bildung und Ausscheidung osmotisch wirksamer Stoffe haben, ohne bei allen Pflanzen in derselben Weise wirksam zu sein, da die Blätter von Prunus laurocerasus im Dunkeln fortfahren zu secerniren und ebenso die Nektarien in Blüthen von Fritillaria imperialis sich mit Flüssigkeit füllen, wenn die Blüthenknospen im Dunkeln zur Entfaltung kommen. Ebenso dauert die Secretion in den Nektarien der zuletzt genannten Pflanzen in Temperaturen zwischen 1—5° C. fort, obgleich ja zweifellos auf die Ausbildung der Nektarien die Temperatur einen Einfluss haben muss. Wie auch andere äussere (chemische) Eingriffe in einzelnen Fällen Secretion veranlassen, ist schon hinsichtlich Dionaea und anderer fleischverdauender Pflanzen angedeutet worden.

Für manche Wasserausscheidung ist es fraglich, ob sie durch aktive Pressung oder durch osmotische Saugung veranlasst wird. Letztere dürfte indess die Veranlassung zum Hervortreten von Wassertröpfchen an den sporangientragenden Hyphen von Pilobolus

1) Auf Bonnier's ziemlich kritiklose Arbeit (Annal. d. scienc. naturell. 1879, VI sér., Bd. 8, p. 1) habe ich keine Veranlassung, hier einzugehen.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1858, Bd. 28, p. 15.

3) Nach Wunschmann l. c. p. 28. Ebenda sind die anders lautenden Angaben von Rumph und Meyen angeführt.

4) Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich 1877, p. 388.

crystallinus abgeben, da, nach Beobachtungen Wilson's, die auf ein Deckglas gebrachten Tröpfchen beim Verdampfen eine relativ ansehnliche Menge kleiner Krystalle anschiessen lassen, und Wassertröpfchen auch noch an solchen Hyphen erscheinen können, welche wegen geringen Turgors bereits umgesunken sind. — Ebenso dürfte die Wasserausscheidung des sogen. Honigthaus eine Folge osmotischer Saugung sein, da die secernirte Flüssigkeit reich an zuckerhaltigen Stoffen ist. Die Ausscheidung kann durch Honigthau so reichlich werden, dass, wie Unger[1]) und Boussingault[2]) an Linden beobachteten, ein feiner Sprühregen zu Boden fällt. So überaus reichliche Wasserausscheidungen wurden auch an der brasilianischen Caesalpinia pluviosa[3]) und Calliandra Saman[4]) beobachtet. Bei letzterer Pflanze scheint nach den Schilderungen Ernst's das abtropfende Wasser aus Nektarien zu stammen.

Abtropfen von Wasser durch Capillarwirkung. Bei manchen Pflanzen kommt ein Abtropfen von Wasser zu Wege, indem sich an der Aussenfläche des Stengels oder des Blattstiels Wasser capillar erhebt, dann längs der Rippen sich auf dem Blatte verbreitet und zumeist an der Blattspitze, seltener an Blattzähnen zum Abtropfen kommt. Dieses von F. Arendt[5]) näher studirte Phänomen entspringt zwar nicht der Thätigkeit der lebendigen Pflanze, muss indess als eine mögliche Quelle von Täuschungen hier erwähnt werden. Bei Leonurus cardiaca, Ballota nigra, Urtica dioica vermag die Capillarwirkung Wassertropfen von den Blättern zum Abtropfen zu bringen, wenn die Flüssigkeit an dem im Wasser stehenden Stengel mehrere Centimeter in die Höhe steigen muss, um die Blattstiele zu erreichen. Bei anderen Pflanzen ist der capillare Auftrieb schwächer und öfters ungenügend, um eine zum Abtropfen führende Wasserbewegung zu verursachen. Wendet man mit Anilinblau gefärbtes Wasser an, so kann man die Vertheilung der Flüssigkeit längs der Blattnerven bequem beobachten.

Kapitel V.

Die Nährstoffe der Pflanze.

Allgemeine Uebersicht.

§ 36. In einer Eizelle, einem Embryo ist nur ein geringer Theil des Materiales vorhanden, dessen eine Pflanze während ihres Lebens bedarf. Alles übrige muss also aus der Umgebung bezogen werden, und wie ansehnlich die aufzunehmenden Stoffmengen sein können, lehrt ein jeder Baum, welcher aus verhältnissmässig winzigem Samen hervorging. Durchgehends gelangt aber das zur Nahrung dienende Material nicht in der Form in den Pflanzenkörper, in welcher es weiterhin in diesem gefunden wird. Denn allgemein gehen im Organismus mehr oder weniger tief greifende Umlagerungen vor sich, durch welche

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 450.

2) Agronom., Chimie agricole u. s. w. 1874, Bd. 5, p. 33; vgl. auch Meyen, Neues System d. Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 511. — Von weiterer Lit. über Honigthau nenne ich noch Schlechtendal, Bot. Ztg. 1844, p. 6; Gümbel, Flora 1856, p. 525; Kalander, Botan. Jahresb. 1873, p. 519.

3) De Candolle, Pflanzenphysiologie 1833, Bd. I, p. 225.

4) Ernst, Bot. Ztg. 1876, p. 35.

5) Flora 1843, p. 152.

[illegible] unter diesen auch die zum Aufbau des Körpers noth[illegible] zum Unterhalt der Lebensthätigkeit nöthige [illegible] werden. Aufbauende und zerstörende Stoffwechsel[illegible] allgemein thätig und ebenso nothwendig, [illegible] und die zum Gewinne von Betriebskraft un[illegible] mit sich, dass niemals die Gesammtheit [illegible] als Baumaterial des Körpers zur Verwen[illegible] die gesammte Stoffmenge vorhanden ist, [illegible] aufgenommen wurde, da eben in diesem Be[illegible] Produkte entstehen.

[illegible] des Pflanzenkörpers sind gewisse Elemen[illegible] entbehrliche Elemente in ge[illegible] in grösserer Menge im Organismus gefun[illegible] bleibende Trockensubstanz [illegible] Theil aus verbrennlichen organi[illegible] feuerbeständige Elementarstoffe [illegible] im Ofen, so hinterlässt ebenso [illegible] eines Protoplasmakörpers [illegible] geringe Menge Asche. In [illegible] Sauerstoff und Stickstoff, [illegible] Körper zu organischen Ver[illegible] Gesammtheit der erstgenannten [illegible] immer in Form orga[illegible] Aus mannigfachen Grün[illegible] und anorganischen Körper [illegible] der Pflanze als Nährstoffe [illegible] nach zu behandeln. [illegible] den anorganischen

[illegible] Körper werden in [illegible] von Aussen aufgenom[illegible] Wasser gebildet. Zu sol[illegible] Pflanzen und diese nur dann be[illegible] können grüne Pflanzen in Wasser [illegible] sofern diesen Nährböden die nöthi[illegible] sind, während chlorophyllfreie Pflan[illegible] welcher auch organisches Nährmate[illegible] ebenso andere chlorophyllfreie Pflanzen [illegible] entweder als Saprophyten, d. h. aus [illegible] Substrate, oder indem sie als Parasiten [illegible] vegetiren. Doch gibt es auch Pflan[illegible] von Aussen beziehen, während gleich[illegible] und Wasser producirt wird. In dieser [illegible] weiterhin alles organische Material ge[illegible] Entwickelungsstadien organisches Material von [illegible]

[illegible] der Pflanzen und für den Kreislauf

des Stoffes in der Natur die durch Lichtstrahlen vermittelte Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser ist, so repräsentirt sie doch in ernährungsphysiologischer Hinsicht nur einen besonderen Modus der Einführung organischer Nahrung in den vegetabilischen Organismus, und es ist wohl zu beachten, dass die Bedeutung und die Verarbeitung der organischen Nährstoffe in prinzipieller Hinsicht dieselbe ist, gleichviel ob diese Stoffe als organische Körper in die Pflanze gelangten oder in dieser aus anorganischen Stoffen geschaffen wurden. In beiden Fällen werden die organischen Nährstoffe fortgeleitet, um oft erst fern von dem Ort der Aufnahme, resp. Bildung weiteren Metamorphosen zu unterliegen, und wie die Wurzel ihre organische Nahrung von den grünen Blättern erhält, so leben auch alle Pflanzen und Thiere auf Kosten der organischen Stoffe, welche in grünen Pflanzentheilen aus Kohlensäure und Wasser geschaffen wurden, da ja in der Natur alle organische Substanz auf diesem Wege entsteht. Die so geschaffenen organischen Stoffe haben aber einen analogen ernährungsphysiologischen Werth, gleichviel, ob sie in der erzeugenden oder in einer anderen Pflanze oder endlich in einem Thiere zur Verwendung kommen. Die Analogie der Ernährung, die im Prinzip gleiche Bedeutung der Nährstoffe und der Nährstoffverarbeitung in Pflanzen und Thieren würde wohl nie verkannt sein, wenn stets beachtet wäre, dass die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser nur einer besondern Art der Nährstoffeinführung in den Organismus entspricht, und dass nur diese Thätigkeit die chlorophyllführenden vor den chlorophyllfreien Pflanzen voraus haben.

Nur bei der Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser werden organische Körper allein aus anorganischen Stoffen geschaffen, denn in allen anderen Fällen, in denen die Elemente anorganischer Körper zur Bildung organischer Stoffe Verwendung finden, entspringen diese immer aus einer Wechselwirkung jener mit schon vorhandener organischer Substanz. Solche Vorgänge spielen sich in der Pflanze überall da ab, wo aufgenommene anorganische Nährstoffe mit organischen Stoffen Vereinigungen eingehen, und dass auch bei solchen Prozessen ausgezeichnete Synthesen vorkommen, lehrt die Entstehung von Eiweissstoffen, zu welcher Salpetersäure oder Ammoniak anorganisches Material liefern. Diese und andere Stoffwechselprozesse gehen aber, entsprechend dem Gesagten, ebensowohl in der chlorophyllführenden, als in der chlorophyllfreien Pflanze vor sich. Uebrigens können Pflanzen, statt mit Salpetersäure oder Ammoniak, mit organischen Stickstoffverbindungen ernährt werden, und in die organische Nahrung von Aussen aufnehmenden Pflanzen werden auch Aschenbestandtheile nicht selten in Form organischer Verbindungen gelangen. Indess ist keine Pflanze bekannt, welche nicht vollkommen gut fortkäme, wenn ihr sämmtliche Aschenbestandtheile als anorganische Salze geboten werden.

Nährstoffe nennen wir im weitesten Sinne des Wortes alle diejenigen Körper, welche geeignet sind, innerhalb der Pflanze eine Verwendung zu finden, und demgemäss dürfen wir auch von entbehrlichen Nährstoffen reden, zu denen u. a. das zwar reichlich in den Aufbau der Pflanze eintretende, indess für das Fortkommen der Pflanze nicht nothwendige Silicium gehört. Eine gewisse Zahl der in den Aschen vorkommenden Elementarstoffe ist für die Pflanze unentbehrlich. Natürlich sind auch die Elemente, aus welchen die organischen Körper-

[illegible] Nähr-
[illegible] ingen.
[illegible] Ernäh-
[illegible] Thiere
[illegible] Wirkungen
[illegible] und
[illegible] diese
[illegible]
[illegible]

[illegible]

[illegible] Wur-

zeln und überhaupt allen des Chlorophyllapparates entbehrenden Pflanzentheilen abgeht. Da ferner die Produktion organischer Substanz im Dunkeln stille steht, mit der Beleuchtung aber gesteigert wird, so muss der durch Kohlenstoffassimilation und Athmung erzielte umgekehrte Gasaustausch bei einem gewissen Helligkeitsgrade gleich ausgiebig sein, und grüne Pflanzen werden in diesem Falle die Zusammensetzung der umgebenden Luft unverändert lassen.

Weil chlorophyllhaltige Pflanzen die zu ihrem Fortkommen nöthige organische Nahrung aus Kohlensäure und Wasser gewinnen, bedürfen sie zumeist der Zufuhr fertig gebildeten organischen Materiales nicht. Deshalb lassen sich auch grüne Pflanzen in ausgeglühtem Sande und in Wasser erziehen, welches keine Spur organischer Körper enthält, wenn solchem Nährboden die ausser Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff für den vegetabilischen Organismus unentbehrlichen Elemente in anorganischer und übrigens geeigneter Verbindung zugesetzt wurden. Mais, Gerste, Buchweizen, Bohne und überhaupt sehr viele Pflanzen gedeihen vortrefflich unter solchen Culturbedingungen, in welchen durchaus die gesammte, das Samengewicht oft mehrhundertfach übersteigende verbrennliche Trockensubstanz der geernteten Pflanze auf die Kohlenstoffassimilation als Ausgangspunkt sich zurückführen muss. Eben dieser Quelle entstammen aber auch die organischen Körperbestandtheile der Bäume, der in Feld und Garten gezogenen Culturpflanzen, welche dem Boden organische Nährstoffe nicht oder sicher in nicht nennenswerther Menge entnehmen. Die eminente Ausgiebigkeit dieser Kohlenstoffassimilation tritt uns aber damit schlagend entgegen, denn nicht nur die ganze Menge organischer Masse, welche in einem Baume vorhanden ist oder mit einer Weizenernte einem Acker entnommen wird, wurde aus Kohlensäure und Wasser durch Arbeit der Sonnenstrahlen producirt, sondern auch dazu noch dasjenige Quantum organischer Substanz, welches durch den Athmungsprozess wieder zerstört wurde. Dazu ging während des Heranwachsens durch Abstossen abgestorbener Theile, so namentlich auch durch den Blattfall perennirender Gewächse, eine erhebliche Menge der producirten organischen Substanz verloren.

Den in Nährlösung oder in mit solcher versetzten ausgeglühtem Quarzsand cultivirten Pflanzen stand als Quelle für den in den organischen Verbindungen angehäuften Kohlenstoff nur die Kohlensäure zu Gebote, welche in der Luft und in Wasser gelöst der Pflanze zugeführt wird. In der That gewinnt denn auch eine in kohlensäurefreier Atmosphäre cultivirte Pflanze keinen Kohlenstoff und verliert von diesem Elemente, hinterlässt also endlich eine verringerte Menge organischer Trockensubstanz, wenn die in der Nacht gebildete Kohlensäure durch Kalilauge absorbirt oder irgendwie der Pflanze entzogen wird. Die reichliche Bindung von Kohlenstoff lehren aber auch alle die Versuche, in denen auf analytischem Wege die Zersetzung der Kohlensäure durch beleuchtete grüne Pflanzen vermittelt wird. Befindet sich z. B. die grüne Pflanze in einem begrenzten Volumen kohlensäurehaltiger Luft, so kann endlich alle Kohlensäure aus diesem verschwunden sein. Gleichviel, ob dieses erreicht oder ob nur ein Theil der gebotenen Kohlensäure zersetzt wurde, in allen Fällen haben bis dahin die analytischen Befunde gelehrt, dass ein der verschwundenen Kohlensäure annähernd gleiches Volumen Sauerstoff gebildet, das Gesammtvolumen des abgesperrten Gasgemenges somit nicht wesentlich verändert wurde.

Andere Gase werden, auch falls sie geboten sind, nicht in diesem Assimilationsprozess verarbeitet, in welchem die organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser producirt wird. Denn da sich auch Wasserstoff in den organischen Nährstoffen der Pflanze findet, als einzige Quelle für dieses Element bei Culturen in Nährlösung Wasser zu Gebote steht, so versteht sich von selbst, dass dieses verarbeitet wird, während in der beleuchteten Pflanze aus Kohlensäure, Wasserstoff und Sauerstoff bestehende Verbindungen ihren Ursprung nehmen. Als erstes wahrnehmbares und unzweifelhaft der Kohlensäurezersetzung entstammendes Produkt tritt der Regel nach Stärke in dem Chlorophyllapparat der Pflanze auf. Doch häufen sich die Stärkekörner im Allgemeinen nicht ansehnlich in den Chlorophyllkörnern an, da jene, resp. aus der Stärke entstehende Produkte fortwandern und so auch den fern von assimilirenden Organen gelegenen Pflanzentheilen das zu ihrem Unterhalt nöthige organische Material zugeführt wird. Deshalb werden aber die Chlorophyllkörner allmählich stärkefrei, wenn die Pflanze unter Bedingungen gehalten wird, in welchen Kohlensäurezersetzung nicht vor sich geht.

Alle bisherigen Erfahrungen haben gelehrt, dass jede chlorophyllführende Pflanze organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser zu produciren vermag, solche Produktionsfähigkeit aber durchaus allen chlorophyllfreien Pflanzen und Pflanzentheilen abgeht. Der grüne, Chlorophyll genannte, durch gewisse chemische und optische Eigenschaften charakterisirte Körper fehlt also nie, wo in einer Pflanze Kohlenstoffassimilation vor sich geht, doch ist zur Vermittlung dieses Prozesses durchaus nicht das isolirte Chlorophyll befähigt, sondern nur da wird organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser producirt, wo lebendiges Protoplasma mit Chlorophyll vereint ist. In solcher Vereinigung findet sich auch stets das Chlorophyll innerhalb der lebenden Pflanze. In den meisten Fällen liegen in dem Protoplasma spärlich oder in grösserer Zahl mehr oder weniger kugelige Körper, die Chlorophyllkörner, welche selbst als Differenzirungsprodukte aus dem Protoplasma entstanden und in protoplasmatischer Grundmasse neben andern Stoffen auch eine verhältnissmässig nur geringe Menge des grün färbenden Chlorophylls enthalten (Fig. 25). Deshalb bleiben die Chlorophyllkörner als differenzirte Körper in dem getödteten Protoplasma erhalten, wenn durch Alkohol, Aether oder andere Lösungsmittel der Chlorophyllfarbstoff extrahirt wird, und unabhängig vom Chlorophyll entstehen beim Keimen von Samen im Dunkeln chlorophyllfreie Körper, welche am Licht ohne wesentliche Formänderung durch den in ihnen sich ausbildenden Chlorophyllfarbstoff ergrünen. Nicht immer ist aber das Chlorophyll auf bestimmte differenzirte Körper beschränkt, denn bei manchen niederen Algen, wie bei Palmellaceen, Protococcaceen, Flechtengonidien, ist der ganze Protoplasmakörper durch Chlorophyll tingirt und in den Schwärmzellen vieler Algen bleibt nur ein unter der Ansatzstelle der Wimpern befindlicher



Fig. 25. *A* Zelle aus dem Blatt von Vallisneria spiralis 450/1. *B* und *C* Chlorophyllkörner aus Blattzellen von Selaginella Martensii (stark vergr.). *B* ist in Aufsicht, *C* im optischen Medianschnitt gezeichnet. Die im Innern enthaltenen ovalen Körper sind Stärkekörner.

Theil des Protoplasmas frei von dem grünen Farbstoff. Uebrigens sind differenzirte Chlorophyllkörper nicht immer mehr oder weniger abgerundete Chlorophyllkörner, und namentlich finden sich abweichende Gestaltungen in der Gruppe der Conjugaten (Algen), bei denen u. a. spiralige, sternförmige, plattenförmige Chlorophyllkörper vorkommen.

Algen aus der Gruppe der Fucaceae, der Florideae, der Chroococcaceae besitzen zwar einen mehr oder weniger grauen, braunen oder bläulichen Farbenton, doch fehlt bei diesen Kohlensäure zersetzenden Pflanzen das Chlorophyll nicht, vielmehr wird die von der grünen abweichende Färbung der Farbstoffkörper nur durch beigemengte andere Farbstoffe herbeigeführt und durch gewisse Behandlungen lässt sich, wie später mitgetheilt werden soll (§ 45), ein in spektroskopischer Hinsicht mit dem Chlorophyll anderer Pflanzen wesentlich übereinstimmender Körper isoliren. Dagegen fehlt Chlorophyll der Regel nach gelben, blauen und anderen Farbstoffkörpern, welche namentlich in Blüthen sich finden und in analoger Weise wie Chlorophyllkörner aus und in dem Protoplasma entstehen [1]). Diese Farbstoffkörper vermögen aber auch Kohlensäure nicht zu zersetzen, wie gefärbte Blüthen lehren, welche, sofern Chlorophyll ihnen fehlt, gerade so wie ungefärbte Pflanzentheile, im Dunkeln wie am Licht Kohlensäure exhaliren.

Kann schon nach dem Gesagten nicht zweifelhaft sein, dass der Chlorophyllapparat für die Kohlenstoffassimilation unentbehrlich ist, so findet dieses seine weitere Bestätigung noch darin, dass die normalerweise chlorophyllführenden Pflanzen keine Kohlensäure zersetzen, wenn das Chlorophyll nicht zur Ausbildung kam. So war es schon Senebier und Saussure bekannt, dass im Dunkeln erzogene etiolirte Pflanzen sich wie chlorophyllfreie Pflanzen verhalten und erst, indem sie ergrünen, Kohlensäurezersetzung in ihnen beginnt [2]). Ebenso fand ich gleichviel Kohlensäure im Dunkeln wie am Licht gebildet, als ich Maisblätter der Untersuchung unterwarf, in denen sich das Chlorophyll nicht ausgebildet hatte, weil die Pflanze in eisenfreier Nährlösung erzogen worden war. Das Verhalten der etiolirten Keimpflanzen zeigt zugleich, dass die differenzirten Chlorophyllkörper ohne Chlorophyll nicht Kohlensäure bei Beleuchtung zu zersetzen vermögen.

Wie im Näheren der Prozess der Kohlenstoffassimilation verläuft, welche vielleicht mannigfachen molekularen Umlagerungen sich abspielen, bis aus Kohlensäure und Wasser Stärke als Produkt hervorgeht, ist noch völlig unbekannt, und eine tiefergehende Einsicht in dieses dunkle Problem wäre auch nicht gewonnen, wenn nicht Stärke, sondern ein anderer organischer Körper, etwa Oel, als erstes wahrnehmbares Produkt der Assimilation auftreten sollte. Es kann denn auch keine theoretische Spekulation durch erfahrungsgemässe Thatsachen in genügendem Grade gestützt werden, um eine wenigstens wahrscheinliche Theorie zu begründen. In der That ist nicht einmal streng erwiesen, ob bei Vorhandensein differenzirter Chlorophyllkörper in diesen der ganze Prozess der Kohlenstoffassimilation verläuft oder ob irgendwelche Phasen dieses in dem um-

---

1) Näheres über diese Farbstoffkörper bei Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 376; Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 59; G. Kraus, ebenda 1872, Bd. 8, p. 131.

2) Näheres bei Boussingault, Annal. d. scienc. natur. 1864, V sér., Bd. 1, p. 315, u. ebenda 1869, V sér., Bd. 10, p. 337.

gebenden ungefärbten Protoplasma vor sich gehen. Nur soviel ist sicher, dass unbedingt mindestens ein Theil der molekularen Umlagerungen sich in den Chlorophyllkörnern abspielen muss, da eben ohne diese die Produktion organischer Substanz unterbleibt, und die gebildete Stärke innerhalb des Chlorophylls als wahrnehmbares Produkt auftritt[1]. Die, wie noch zu zeigen, schnelle Entstehung nachweisbarer Stärkemengen in den Chlorophyllkörnern lehrt übrigens, dass die eventuell verschiedenen Phasen des Assimilationsprozesses schnell durchlaufen werden müssen. Dagegen muss die Rolle, welche gerade dem Chlorophyll zufällt, ganz unbestimmt bleiben, denn da, wenn wir uns streng an das sicher Ermittelte halten wollen, nicht einmal feststeht, ob der Chlorophyll genannte Körper direkt oder indirekt in den Assimilationsprozess eingreift, so ist noch weniger zu sagen, welche aktive Funktion in diesem Prozesse ihm zufällt.

Es ist deshalb auch nicht zu billigen, wenn, wie das mit Vorliebe geschehen, ohne weiteres der ganze Akt der Kohlenstoffassimilation dem ohnehin nur im Verband mit lebendigem Protoplasma wirksamen Chlorophyll zugeschoben wird, und korrekterweise dürfen wir die Produktion organischer Substanz nur als eine Funktion des nach dem färbenden Körper genannten Chlorophyllapparates ansprechen. Eine jede Erklärung des Assimilationsprozesses fordert freilich auch eine Aufhellung der Rolle, welche in jenem Prozesse dem nachweislich unentbehrlichen Chlorophyll zufällt, doch darf nicht vergessen werden, dass möglicherweise in dem funktionsfähigen Chlorophyllapparat andere Körper sich ebenso konstant wie das Chlorophyll vorfinden und dann aus gleichen Gründen wie das Chlorophyll als unentbehrlich für die Kohlensäurezersetzung angesprochen werden müssten, dass endlich auch in anderen Vorgängen die bestimmte Thätigkeit und Reaktionsfähigkeit uns nöthigt, spezifische Eigenschaften lebendiger Protoplasmakörper anzuerkennen, welche wir aus der uns bekannten Struktur und Zusammensetzung nicht zu erklären vermögen.

Historisches. Priestley[2], der Entdecker des Sauerstoffs, erkannte zuerst, dass grüne Pflanzen die durch Athmung der Thiere verdorbene Luft zu verbessern, d. h. an Sauerstoff zu bereichern vermögen, und hiermit beginnt die historische Entwicklung unseres Gegenstandes. Denn in dieser Hinsicht hat die ältere Beobachtung Bonnet's[3], die Abscheidung von Gasblasen seitens unter Wasser befindlicher und beleuchteter Pflanzen, keine Bedeutung, da dieser Forscher als Ursache des Phänomens eine mechanische Abscheidung gelöster Gase, wie solche auch durch todte feste Körper erzielt wird, ansprach. Von Ingenhousz[4] wurde dann weiter festgestellt, dass die Pflanzen nur am Licht die Luft verbessern, im Dunklen aber, wie die Thiere, Kohlensäure ausgeben, indess blieb diesem Forscher verborgen, dass der exhalirte Sauerstoff aus der zersetzten Kohlensäure stammt[5]. Diese Ent-

---

1) Die erwiesene Assimilationsthätigkeit von Blattfragmenten vermag natürlich hier nichts aufzuklären.

2) Philosophical Transactions, 1772, Bd. 62, p. 168 u. 193 ff. — Vgl. Sachs, Geschichte d. Botanik, 1875, p. 531.

3) Unters. über d. Nutzen d. Blätter, übers. von Arnold, 1762, p. 14. (Das Original erschien 1754.) Solche Gasabscheidung ist wohl auch schon früher bemerkt, so nach Senebier von de la Hire im Jahre 1690.

4) Versuche mit Pflanzen, übers. von Scherr, 1786. (Original 1779.)

5) Die bezüglichen späteren Prioritätsreclamationen von Ingenhousz (Ernährung der Pflanzen, übers. v. Fischer, 1798, p. 75) sind nicht gerechtfertigt, auch wenn man die früher unter dem Einfluss der Phlogistontheorie gewonnenen Anschauungen in die Sprache der modernen Chemie überträgt.

deckung gebührt Senebier[1], welcher schon in seinen ersten und noch bestimmter in späteren Schriften[2] aussprach, dass bei diesem Prozesse aus Kohlensäure und Wasser unter Ausscheidung von Sauerstoff organische, der Pflanze als Nährstoffe dienende Körper gebildet werden. Die Experimente, auf welche Senebier sich stützte, liessen freilich manches zu wünschen übrig und können sich nicht entfernt mit den meisterhaften Untersuchungen Th. de Saussure's[3] messen, durch welche die in dieser historischen Uebersicht bereits genannten Hauptpunkte nicht nur sicher begründet, sondern auch nach verschiedensten Richtungen hin die Kenntniss des Assimilationsprozesses erweitert wurde. Namentlich stellte dieser Forscher auch unzweifelhaft fest, dass in Wasser stehende Pflanzen in kohlensäurehaltiger, nicht aber in kohlensäurefreier Luft organische Substanz gewinnen (l. c. p. 40), denn die bezüglichen Experimente Senebier's[4], welche zu gleichem Zwecke ausgeführt wurden, hatten bei offenbar mangelhafter Ausführung kein durchschlagend beweisendes Resultat ergeben. Dass thatsächlich grüne Pflanzen alle organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser gewinnen können, wurde erst durch andere Forscher erkannt, wie das bei Behandlung der sogen. Humustheorie dargethan werden soll.

Ingenhousz, Senebier und Saussure hatten auch erkannt, dass ungefärbte Pflanzentheile, übrigens auch gefärbte Blüthen, keine Kohlensäure im Licht zersetzen, dagegen fanden Senebier und Saussure, dass solches durch rothgefärbte Laubblätter geschieht (Atriplex hortensis). Die Fähigkeit, Kohlensäure zu zersetzen, wurde weiterhin für andere rothgefärbte, chlorophyllführende Laubblätter erwiesen[5], von Cloez[6] aber auch gezeigt, dass diese Fähigkeit nur den chlorophyllführenden Theilen zukommt. Als dieser die grünen, gelben und rothen Stellen der Blätter von Amaranthus tricolor von einander trennte und unter gleichen Verhältnissen in kohlensäurehaltigem Wasser dem Sonnenlicht aussetzte, schieden eben nur die chlorophyllführenden Theile Sauerstoff aus. Offenbar unbekannt mit der Existenz des Chlorophylls in den rothen Laubblättern, wagte Saussure nicht, die Kohlenstoffassimilation bestimmt als eine nur den chlorophyllführenden Pflanzen zukommende Eigenschaft anzusprechen, doch hat u. a. Dutrochet dieses entschieden gethan[7]. Dieser, ebenso auch Meyen, unterschieden im Allgemeinen richtig Athmung und Assimilation als zwei ganz ungleichwerthige und von einander direkt unabhängige Prozesse, welche späterhin noch oft genug in grober Weise confundirt wurden, wie im Kapitel Athmung mitgetheilt werden soll.

Conform dem in der Thierphysiologie üblichen Sprachgebrauche werden hier als Assimilation allgemein alle Stoffmetamorphosen bezeichnet, durch welche in den Organismus eingeführte Stoffe in nutzbringende Körper verwandelt werden. In solchem weiteren Sinne wurde u. a. auch von Schleiden[8] die Assimilation genommen, während Sachs[9] diese Bezeichnung auf die Kohlensäurezersetzung beschränkte, welche nach obiger Begriffsbestimmung nur einen speziellen Fall vorstellt und, wo es noth thut, als Kohlenstoffassimilation in nicht misszuverstehender Weise gekennzeichnet werden kann.

Methodisches. Die Entwicklung von sauerstoffhaltiger Luft aus den unter Wasser befindlichen Pflanzentheilen ist seit dem Beginn der Forschungen auf unserem Gebiete zum Nachweis der Kohlensäurezersetzung in Pflanzen angewandt und zur Demonstration wohl geeignet. Bei Anwendung von Wasserpflanzen kann man bei Anwendung der in Fig. 17

---

1) Physikalisch-chemische Abhandlungen etc. (Uebersetzung.) 1785, Bd. I, p. 91, 216 u. s. w. Die ersten 3 Bände sind eine Uebersetzung von Senebier, Mémoir. physico-chimiques, 1782, der vierte Band ist Uebersetzung der Schrift Expér. sur l'action d. l. lumière solaire, 1788.

2) Physiologie végétale, 1800, Bd. IV, p. 36, 171.

3) Recherches chimiques sur la végétation, 1804.

4) Physiologie végétale, 1800, IV, p. 37.

5) Durch Corenwinder, Compt. rendus, 1863, Bd. 57, p. 268.

6) Ebenda, p. 834, u. Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV sér., Bd. 20, p. 184. — Ueber die Ursache dieser Blattfärbung vgl. Mohl, Vermischte Schriften, 1845, p. 375 ff., und die citirte Arbeit Hildebrand's.

7) Mémoires etc., Brüssel 1837, p. 186.

8) Grundzüge d. wiss. Botanik, 1845, 2. Aufl., Bd. I, p. 278. — Ebenso von Nägeli, Sitzungsb. d. Münchner Akad. 5. Juli 1879, p. 284.

9) Experimentalphysiologie, 1865, p. 18.

p. 144 angegebenen Zusammenstellung zeigen, dass sogleich mit der Entziehung des Lichtes der von der Sauerstoffbildung abhängige Blasenstrom aufhört, resp. geschwächt wird, wenn die Beleuchtung nur gedämpft wurde. Auch lässt sich durch Zusatz von Kalk- oder Barytwasser weiter zeigen, dass die Blasenentwicklung von der Anwesenheit absorbirter Kohlensäure abhängig ist (vgl. § 49). Das unter Wasser sich ausscheidende Gas kann man in dem einfachen Apparat Fig. 26 aufsammeln, in welchem der mit Wasser gefüllte Glascylinder z mit Pflanzen beschickt ist und die aufsteigenden Gasblasen in dem anfänglich




Fig. 26.



Fig. 27.

mit Wasser [illegible] gefüllten Trichter t gesammelt werden. Der Sauerstoffreichthum des nach dem Oeffnen des Glashahnes h aus enger Oeffnung ausströmenden Gases lässt sich durch [illegible] eines glimmenden Holzspans demonstriren, und ausserdem kann leicht das [illegible] abgestellt werden. Am besten verwendet man abgeschnittene submerse [illegible] Elodea, Ceratophyllum, doch ist der Versuch auch mit Blättern [illegible] ausführbar.

[illegible] in welchen Pflanzen exponirt waren, sind auch schon von Ingen-[illegible] Saussure angewandt, um den mit der Assimilation verbundenen [illegible]. [illegible] zu manchen Untersuchungen geeigneter Apparat wird durch [illegible] In das erweiterte Ende des kalibrirten Rohres r wird ein an einem [illegible] befestigtes Pflanzenblatt gebracht und dann nach dem Einstellen [illegible] durch Saugen mittelst eines in das Rohr r eingeführten Glasröhr-[illegible] auf eine gewünschte Höhe gehoben. Darauf wird reine [illegible] geleitet und die zugeführte Menge aus den entsprechen-[illegible]. Nach der Exposition wird das Blatt mit Hülfe des Eisendrahtes [illegible] und durch Analyse der Kohlensäure- oder auch der Sauer-[illegible] aus welchem sich dann weiter die von dem Blatte verarbeitete, resp. [illegible]. Da die in einem abgesperrten Luftvolum sich bildende geringe [illegible] einen schädlichen Einfluss auf die Pflanze ausübt, so [illegible] Saussure that, das absperrende Quecksilber mit einer dünnen [illegible] werden[1].

[1] [illegible] Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, 1871, Bd. I, p. 9. Vgl. [illegible] 1868, Bd. 4, p. 338, über die Schädlichkeit des Quecksilberdampfes.

Die Sauerstoffproduktion lässt sich auch darthun, indem man nach dem Vorgehen Boussingault's[1]) das Blatt einer Landpflanze in eine aus Kohlensäure und Wasserstoff bestehende, durchaus sauerstofffreie Atmosphäre bringt und ganz in der Nähe des Blattes ein Stückchen gelben Phosphors befestigt. Dieser beginnt erst zu rauchen, nachdem dem Licht Zutritt zu der zuvor dunkel gehaltenen Pflanze gestattet wurde.

Mit Chlorophyll ist Fähigkeit zu Kohlenstoffassimilation gegeben. Da die Erfahrungen übereinstimmend ergeben haben, dass alle genügend chlorophyllhaltigen Pflanzen und Pflanzentheile Kohlensäure zersetzen, so bedarf es einzelner Belege hier nicht[2]). Erwähnt sei übrigens, dass auch an Algen mit nichtgrünen Chlorophyllkörpern die sehr ausgiebige Kohlensäurezersetzung im Licht ein jeder Versuch, z. B. mit Tangen oder Florideen, ergibt[3]). Ebenso wird Kohlensäure von Parasiten, sofern sie Chlorophyll besitzen, verarbeitet, wie das für die Mistel leicht zu constatiren ist[4]). Sinkt aber in Pflanzen der Chlorophyllgehalt auf ein zu geringes Maass, so wird trotz der Assimilation die umgebende Luft an Kohlensäure bereichert werden können, wenn, wie das auch bei zu schwacher Beleuchtung zutrifft, durch Athmung eine relativ grössere Menge von Kohlensäure gebildet wird. Immerhin zeigt dann eine geringere Kohlensäurebildung im Licht an, dass in der Pflanze Kohlenstoffassimilation thätig ist, während chlorophyllfreie Pflanzen im Dunklen im Allgemeinen soviel Kohlensäure als am Licht zu bilden pflegen. Der übrigens nur geringe Chlorophyllgehalt[5]) von Neottia nidus avis reicht nach Drude[6]) schon aus, um bei starker Beleuchtung die Assimilation überwiegend zu machen.

Chlorophyll findet sich übrigens auch bei Hydra, Stentor, Bursaria und überhaupt nicht wenigen der niedersten Thiere[7]). Leider sind meines Wissens exakte Untersuchungen darüber, ob diese Thiere auch sämmtlich Kohlensäure am Licht zersetzen, nicht angestellt, doch soll dieses nach P. Geddes[8]) bei Planarien der Fall sein. Ferner ist bei Vortex viridis nach M. Schultze[9]) zur Ausbildung des Chlorophylls, wie bei den Pflanzen, Licht nothwendig, und nach de Negri[10]) soll der grüne Farbstoff aus Elyria viridis in seinen Eigenschaften mit dem Chlorophyll übereinstimmen.

Die Produkte der Kohlenstoffassimilation.

§ 38. Bei der mangelhaften Einsicht in den Prozess der Kohlenstoffassimilation lässt sich, wie schon hervorgehoben wurde, nicht sagen, in welche organische Verbindung die in Kohlensäure und Wasser gebotenen Elemente zunächst übergeführt werden, doch ist soviel gewiss, dass in sehr vielen Pflanzen Stärke als Produkt der Assimilation in dem Chlorophyllapparat auftritt. Da aber gleichzeitig unter normalen Verhältnissen Stärke fortwährend aus den Chlorophyllkörnern hinausgeschafft wird, so kann natürlich nur dann eine nachweisbare Menge sich ansammeln, wenn die Produktion gegenüber der Auswanderung genügend ausgiebig ist. Nehmen wir nun an, es überwiege die Auswanderung und Stärke komme nicht zur Wahrnehmung, wohl aber liesse sich ein aus Stärke entstehender Körper, etwa die Auswanderung vermittelnde Glycose, nachweisen,

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 10, p. 330.
2) Ueber Sauerstoffproduktion niederer Algen vgl. Wöhler, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1843, Bd. 45, p. 206.
3) Solche Versuche schon angestellt von Poiret (nach de Candolle, Physiologie, Bd. II, p. 703) und Daubeny (Philosoph. Transactions, 1836, Pt. I, p. 153).
4) Luck, Annal d. Chem. u. Pharm. 1851, Bd. 78, p. 85.
5) Vgl. darüber Wiesner, Flora 1874, p. 73; Jahrb. f. wiss. Botanik 1872, Bd. 8, p. 575.
6) Die Biologie von Monotropa und Neottia 1873, p. 18. (Göttinger Preisschrift.)
7) Vgl. Siebold, Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 12, p. 141, auch Greeff, Schultze's Archiv f. mikroskop. Anatomie 1869, Bd. 5, p. 486.
8) Compt. rendus 1878, Bd. 87, p. 1095. 9) Compt. rendus 1852, Bd. 34, p. 683.
10) Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, p. 84.

entzogenen Stellen. Zu gleichen Resultaten führten die von Sachs[1]) schon früher ausgeführten Experimente, welche mit Keimpflanzen angestellt wurden, die im Dunklen, resp. im stark diffusen Licht erzogen worden waren.

Ebenso verschwindet die Stärke aus den Chlorophyllkörnern, wenn die Pflanze zwar beleuchtet, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre gehalten wird (Fig. 28). Von Godlewski[2]) ist dieses an Keimpflanzen von Raphanus sativus, von mir[3]) an solchen von Lupinus luteus und von Morgen[4]) an Kressenpflänzchen beobachtet. Diese Experimente sind noch entscheidender als die Verdunklungsversuche, da eben hier die producirte Stärke in unzweifelhafter Weise als Funktion der Kohlensäurezersetzung auftritt, während in den Verdunklungsversuchen die Stärke immerhin aus schon vorhandenen organischen Stoffen in Folge eines durch Licht eingeleiteten Stoffwechsels entstehen könnte, ein Einwand, welcher auch von Böhm faktisch erhoben wurde. Wir werden auf diesen Einwand unten zurückkommen und dann auch einige das Methodische betreffende Angaben mittheilen. Uebrigens ist einleuchtend, dass der in kohlensäurefreier Luft gehaltenen Pflanze immer noch ein Theil der durch Athmung gebildeten Kohlensäure zur Verfügung stand, welche indess zu einer merkliche Stärkebildung erzielenden Assimilationsthätigkeit nicht ausreichte. Ob nebenbei Beleuchtung das Auswandern der Stärke aus den Chlorophyllkörnern beschleunigt, muss dahin gestellt bleiben, jedenfalls ist aber Licht kein Hinderniss für die Fortschaffung der producirten Stärke.



Fig. 28. Apparat zu Culturversuchen in kohlensäurefreier Luft. Die Glasglocke *n* ist luftdicht der abgeschliffenen Glasplatte *r* aufgepasst. Das dem Tubulus angepasste Glasrohr *g* enthält mit Kalilauge getränkte Bimssteinstücke, um die in die Glocke tretende Luft von Kohlensäure zu befreien. Die in der Porzellanschale *s* befindliche Kalilauge hat ferner die durch Athmung der Pflanze und aus dem Boden des Topfes *t* entstehende Kohlensäure zu absorbiren. Die Porzellanschale *p* hat einmal eventuell aus *g* abtropfende Kalilauge aufzufangen und kann zur Aufnahme von Chlorcalcium dienen, wenn die Luft in der Glocke nicht dampfgesättigt sein soll.

Die Kette molekularer Umlagerungen, welche zur Stärkebildung führen, muss im Assimilationsprozess schnell durchlaufen werden. Denn G. Kraus[5]) konnte, als er im Dunklen entstärkte Pflanzen der Sonne aussetzte, in den Chlorophyllbändern von Spirogyra schon nach 5 Minuten, in den Chlorophyllkörnern von Funaria und Elodea freilich erst nach $1\frac{1}{2}$—2 Stunden Stärke nachweisen. Die letztgenannten Pflanzen enthielten bei Exposition im diffusen Licht nach 4—6 Stunden, Spirogyra, Lepidium und Betula schon nach 2 Stunden eine eben nachweisbare Stärkemenge. Es muss hiernach nicht unwahrscheinlich dünken, dass fast sogleich nach begonnener Kohlensäurezersetzung die ersten Stärkemoleküle erzeugt sind.

Als unzweifelhaftes Produkt der Kohlensäurezersetzung wird weiter noch

1) Bot. Ztg. 1862, p. 368. 2) Flora 1873, p. 382.

3) Monatsb. d. Berliner Akad. 1873, p. 784. 4) Bot. Ztg. 1877, p. 553.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 511. Derartige Versuche mit Spirogyra wurden schon früher angestellt von Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 34.

diese Stärkeproduktion dadurch gekennzeichnet, dass unter sonst gleichen Bedingungen schneller Stärke auftritt, wenn die Pflanze in kohlensäurereicherer Luft gehalten wird, in welcher eben mehr Kohlensäure als in gewöhnlicher Luft zersetzt wird. So fand Godlewski[1]) bei Versuchen mit entstärkten Keimpflanzen von Raphanus sativus schon nach $^1/_4$ Stunde Stärke in dem Chlorophyll aller Zellen der Cotyledonen der Pflanzen, welche in eine 8 Proc. Kohlensäure enthaltende Luft gebracht waren, während die in gewöhnlicher Luft gleichzeitig derselben intensiven Beleuchtung ausgesetzten Controlpflanzen erst nach 1 Stunde eine ungefähr gleiche Stärkemenge enthielten. Dass bei ausgiebiger Assimilation ein nicht unansehnliches Quantum Stärke entsteht, falls aller Kohlenstoff der verarbeiteten Kohlensäure zu deren Bildung verwandt wird, lässt sich aus den bezüglichen gasometrischen Versuchen entnehmen. So würde ein Blatt von Glyceria spectabilis[2]), welches in kohlensäurereicherer Luft pro qcm Fläche in 1 Stunde 0,012 ccm Kohlensäure verarbeitete, aus dieser 0,00174 gr Stärke gebildet haben. Es ist deshalb auch begreiflich, dass bei Verwendung einer grösseren Anzahl Keimpflanzen G. Kraus (l. c.) schon nach einigen Stunden eine, wenn auch sehr geringe, Zunahme der Trockensubstanz in den beleuchteten Pflanzen finden konnte[3]).

Zu Gunsten der Entstehung von Kohlehydraten als Produkte der Assimilation spricht auch, dass nach zahlreichen, insbesondere von Boussingault angestellten Versuchen dem Volumen nach annähernd ebensoviel Sauerstoff entsteht, als Kohlensäure verarbeitet wird, und dieserhalb das Gesammtvolumen des die Pflanze umgebenden Gasgemenges ziemlich unverändert bleibt. Einem solchen Gaswechsel, in welchem ebensoviel Sauerstoff frei wird, als in der Kohlensäure enthalten ist, würde aber eine glatte Entstehung von Stärke oder anderen Kohlehydraten entsprechen ($12\,CO^2 + 10\,H^2O = O^{24} + C^{12}H^{20}O^{10}$ [Stärke]), während bei Bildung eines sauerstoffärmeren Körpers mehr Sauerstoff in Freiheit treten und demgemäss das abgesperrte Gasvolumen vergrössert werden müsste. Diese Vergrösserung würde bei Bildung von Fetten nicht unerheblich ausfallen, da sie z. B. bei Entstehung von Triolein nahezu $^1/_3$ des Volumens der zersetzten Kohlensäure betragen müsste. Diese experimentellen Erfahrungen sprechen also sehr zu Gunsten der Produktion von Kohlehydraten, sind indess nicht unbedingt beweisend, da natürlich solche Volumgleichheit durch irgendwelche compensirende Prozesse erzielt werden könnte, wenn auch in dem Assimilationsprozess selbst die Ausgabe einer gösseren Menge von Sauerstoff angestrebt wurde. Durch den immer thätigen Athmungsgaswechsel wird natürlich die Volumgleichheit nicht gestört, so lange ein dem aufgenommenen Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure gebildet wird. Dieses ist in der That gewöhnlich, insbesondere auch nachgewiesenermaassen bei Pflanzen der Fall, für welche der mit der Assimilation verbundene Gasaustausch bestimmt wurde, obgleich es thatsächlich Ausnahmen, z. B. bei der Keimung fetthaltiger Samen, gibt (§ 69).

Constanz des Gesammtvolumens, in welchem Pflanzenblätter assimilirten, ergab sich auch in ausgedehnten Versuchen Holle's[4]) für Strelitzia reginae und

---

1) Flora 1873, p. 378.
2) Godlewski, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 349.
3) Derartige Versuche sind auch angestellt von Morgen l. c. 4) Flora 1877, p. 133.

ebenso in einigen Experimenten Godlewski's[1]) mit Musa sapientium, Pflanzen, in deren Chlorophyllkörnern nach Briosi[2]) Stärke fehlen und das sich findende fette Oel das wahrscheinliche Assimilationsprodukt sein sollte. Diese Ansicht muss aber nicht nur hiernach aufgegeben werden, sondern auch ferner, weil das Oel in den Chlorophyllkörnern von Strelitzia nicht merklich an Masse abnahm, als Holle bei hoher Sommertemperatur die Blätter einige Tage und selbst bis zu 10 Tagen dunkel hielt. Weiter fand Godlewski, dass in den Chlorophyllkörnern, sowohl bei Strelitzia, als auch bei verschiedenen Arten des Genus Musa, thatsächlich Stärke auftrat, wenn günstige Assimilationsbedingungen geboten waren. Wurden die Blätter in einer 6 bis 8 Proc. Kohlensäure enthaltenden Luft insolirt, so konnte schon nach 3 bis 4 Stunden Stärke in den zuvor im Dunklen entstärkten Chlorophyllkörnern nachgewiesen werden, doch bildete sich solche in freilich geringerer Menge und erst nach längerer Zeit in Blättern, welche in gewöhnlicher Luft besonnt wurden. Offenbar wandert hier die Stärke sehr schnell aus, und es scheint, dass Glycose (d. h. ein Kupferoxyd reducirendes Kohlehydrat) zunächst gebildet wird, da Holle (l. c. p. 166) bei Strelitzia Glycose mikrochemisch in den Zellen des Blattes nachweisen konnte, nachdem dieses zuvor lebhaft assimilirt hatte. Das übrigens allgemein zur Constitution der Chlorophyllkörner gehörige fette Oel können wir also auch in diesem Falle nicht in gleichem Sinne wie die Stärke als direktes Produkt der Assimilation ansprechen, und zur Zeit ist überhaupt kein Fall bekannt, welcher besonders zu Gunsten direkter Entstehung von Oel spräche. Es gilt dieses auch hinsichtlich Vaucheria sessilis, in welcher zwar nach Borodin[3]) Oeltropfen reichlichst und nachweislich in Abhängigkeit von der Kohlenstoffassimilation in dem Protoplasma auftreten, jedoch eine Bildung aus producirten Kohlehydraten um so weniger ausgeschlossen ist, als die Entstehung des Oeles innerhalb der Chlorophyllkörner nicht nachgewiesen werden konnte. Das Fehlen der Stärke bei genannter Pflanze kann nicht besonders ins Gewicht fallen; übrigens wird in einigen anderen Arten dieses Genus (Vaucheria tuberosa und sericea) nach Walz[4]) Stärke gefunden.

Ob in den Chlorophyllkörnern von Allium cepa, welche Sachs[5]) (ausgenommen die in der Gefässbündelscheide) frei von Stärke fand, in analoger Weise wie bei Musaceen mit sehr gesteigerter Assimilation Stärke auftritt, müssen Untersuchungen entscheiden, und diese Fragen sind auch noch offen für die Chlorophyllkörner von Asphodelus luteus, Allium fistulosum, Orchis militaris, Lactuca sativa, denen nach Böhm[6]) Stärke fehlt[7]). Wie bei Strelitzia wurde auch bei Allium cepa Glycose in den Zellen gefunden und ist vielleicht, was die mikrochemischen Methoden nicht so leicht zu entscheiden gestatten, in den Chlorophyllkörnern vorhanden, in denen ohnehin ja zur Vermittlung der Stärke-

1) Flora 1877, p. 216. 2) Bot. Ztg. 1873, p. 529. 3) Ebenda 1878, p. 498.
4) Jahrb. für wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 129.
5) Experimentalphysiologie 1865, p. 326.
6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 22, p. 500.
7) In den Chlorophyllkörnern des Weinstockes, welchen nach Briosi (Bot. Ztg. 1876, p. 799) Stärke fehlt, findet sich solche nach Müller-Thurgau (Bericht des Weinbau-Congresses in Coblenz 1879).

auswanderung ein lösliches Kohlehydrat sich bilden dürfte[1]. Auf Grund der empirischen Erfahrungen würden wir demgemäss, wo Stärkebildung unterblieb, Glycose als erstes Assimilationsprodukt ansprechen müssen, und die Ausscheidung von Stärke bei starker Produktion würde als eine Folge der Anhäufung löslicher Kohlehydrate, vergleichbar einem Auskrystallisiren aus gesättigter Lösung, anzusprechen sein. Wollen wir dieses verallgemeinern, also zunächst ein lösliches Kohlehydrat im Assimilationsprozess entstehen lassen, so steht dieses mit keinen Thatsachen in Widerspruch, und einleuchtend ist der Vortheil, welchen Ausscheidung in fester Form bei ausgiebiger Produktion hat, da ja bekanntlich der Fortgang vieler Prozesse gehemmt wird, wenn lösliche Produkte sich ansammeln.

In jüngster Zeit ist von Pringsheim[2] als erstes Produkt der Kohlenstoffassimilation ein mit den Namen Hypochlorin oder Hypochromyl belegter, wahrscheinlich den ätherischen Oelen angehöriger Körper, angesprochen worden, welcher sich, mit fettem Oel gemischt[3], in grünen Chlorophyllkörnern findet. Das Hypochlorin ist in dieser Oelflüssigkeit gelöst, welche das festere Gerüst der Chlorophyllkörner (wahrscheinlich protoplasmatischer Natur) durchtränkt und die Maschen in demselben ausfüllt. Verschiedene die Struktur zerstörende Eingriffe bewirken, dass diese ölartige Mischung sich in Tropfenform absondert, so Einwirkung von Salzsäure, Erhitzen in Wasser, längeres Liegen in Chlorcalciumlösung. Bei Anwendung von Salzsäure erscheinen nach wenigen Stunden oder auch erst nach längerer Zeit ölartige Tropfen, namentlich an der Peripherie der Chlorophyllkörner, auch ausserhalb derselben, aus welchen dann mehr oder weniger krystallinisch erscheinende Körper anschiessen, deren Aussehen bei schöner Ausbildung am meisten an die beim Erstarren von Oelen entstehenden Nadeln erinnert. Speziell der erstarrende Körper ist nun nach unserem Autor das zuvor mit Oel gemischte und durch das gelöste Chlorophyll gefärbte Hypochlorin. Als einen flüchtigen Körper spricht Pringsheim das Hypochlorin an, weil beim Erhitzen mit Wasser nicht erstarrende Oeltropfen sich bilden und mit den Wasserdämpfen ein Körper in geringer Menge destillirt, der aus ätherischer Lösung sich in einer dem Hypochlorin ähnlichen Gestaltung abscheidet.

Mit dem Hypochlorin wird ein vom fetten Oel zwar qualitativ verschiedener, jedoch wie dieses wohl jedenfalls, gegenüber Kohlehydraten, sauerstoffärmerer Körper als erstes wahrnehmbares Assimilationsprodukt angenommen. Der vorhin hervorgehobene Gaswechsel spricht deshalb auch nicht zu Gunsten des Hypochlorins, für welches sich auch nicht, wie für Stärke, demonstriren

---

1) Dieses ist offenbar die normale Auswanderung, doch kommt es unter Umständen auch vor, dass ein Stärkekorn als solches aus dem Chlorophyllkorn in das Protoplasma übergeht. Vgl. Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 398.

2) Untersuchungen über das Chlorophyll. III. Abth.: Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze, u. IV. Abth.: Ueber das Hypochlorin und die Bedingungen seiner Entstehung in der Pflanze. Separatabdr. aus d. Monatsb. d. Berliner Akad. Juli u. Nov. 1879. Abth. III abgedruckt in Bot. Ztg. 1879, p. 789.

3) Fettes Oel, welches von Nägeli (Stärkekörner 1858, p. 400) in Chlorophyllkörnern von Cactusgewächsen, von Briosi (l. c.) bei Musaceen nachgewiesen wurde, gehört also zur Con- der Chlorophyllkörner. — Uebrigens hat Mulder (Versuch einer physiolog. Chemie p. 274 u. a.) wachsartige Körper als stetige Begleiter des Chlorophylls angesehen.

lässt, dass es als Funktion der Kohlensäurezersetzung ins Leben tritt. Wenigstens verloren in einem von Dr. Hilburg in Tübingen angestellten Versuche in kohlensäurefreier Luft, aber am Lichte gehaltene Topfpflanzen von Funaria hygrometrica schnell die reichlich vorhandene Stärke, während noch nach einigen Tagen anscheinend ebensoviel Hypochlorin wie zuvor durch Salzsäure in den Blattzellen ausgeschieden wurde. Ein Produkt der Kohlenstoffassimilation muss aber, um der Pflanze als Nährstoff dienstbar zu werden, von seinem Bildungsheerde wegwandern, und diese Eigenschaft kommt dem Hypochlorin auch im Dunklen nicht in auffallender Weise zu, da es sich im Gegentheil nach Pringsheim (l. c. III, p. 14) bei Lichtabschluss längere Zeit in den Chlorophyllkörnern erhält. Hiernach muss ich das Hypochlorin, so gut wie das Chlorophyll, als einen zur Constitution des Chlorophyllkorns gehörigen Körper ansprechen. Auch wenn Chlorophyll, Hypochlorin oder sonst ein bei der Kohlensäurezersetzung aktiv betheiligter Körper dauernd gewisse molekulare Umlagerungen erfahren sollte, werden wir diesen doch nicht als das nach empirischer Erfahrung erste Produkt der Assimilation bezeichnen können; an die unmittelbare Erfahrung halten wir uns aber, wie eingangs bemerkt, zunächst in unserer Frage.

In Pringsheim's Schriften finde ich keine Thatsachen angeführt, welche ich zu Gunsten einer anderen als der obigen Auffassung verwenden könnte. Die Eigenschaft, bei den im Dunklen nicht ergrünenden Pflanzen nur im Lichte, bei den Keimpflanzen von Coniferen aber auch im Dunklen zu entstehen, theilt das Hypochlorin mit dem Chlorophyll, und später als dieses tritt jenes auch bei den Coniferenkeimlingen auf, während doch im Dunklen die Kohlensäurezersetzung nicht stattfindet (Pringsheim, l. c. IV, p. 17). Wie das Chlorophyll, wird auch das Hypochlorin, dieses jedoch leichter, bei intensiver Beleuchtung, sofern Sauerstoff zugegen ist, zerstört, doch wüsste ich aus diesem Verhalten, das, falls eine Verbrennung stattfindet, gerade einen der Kohlenstoffassimilation entgegengesetzten Prozess vorstellt, weder für dås Chlorophyll, noch für das Hypochlorin einen bestimmten Schluss zu ziehen. Wichtiger ist in unserer Frage, dass, wie Pringsheim bemerkte (l. c. III, p. 14), gleichzeitig Stärke zunimmt, während bei intensiver Beleuchtung Hypochlorin sich vermindert. Indess kann ich aus der vorläufigen Mittheilung keinen Nachweis entnehmen, ob die Stärke nicht etwa durch eine mit der gesteigerten Beleuchtung zunehmende Kohlensäurezersetzung, unabhängig vom Hypochlorin, gebildet wurde, welches daneben, weil im Licht zerstörbar, partiell verschwand. In diesen Andeutungen liegen aber zugleich Fingerzeige, wie auf experimentellem Wege unseren Fragen wohl näher getreten werden kann.

Als das zunächst entstehende Produkt der Kohlenstoffassimilation wurde die Stärke von Sachs (1862) angesprochen, der in den schon citirten Abhandlungen auch deren Entstehung als Funktion der Kohlensäurezersetzung darthat. Die weite Verbreitung von Stärke in den Chlorophyllkörnern, ebenso deren allmähliche Entstehung in diesen hatten freilich Mohl [1]) und Nägeli [2]) dargethan, welche die Stärke auch als secundär im Chlorophyllkorn gebildet ansahen, ohne jedoch dieselbe bestimmt in direkte genetische Beziehung zur Kohlenstoffassimilation zu bringen; auch Mohl [3]) that dieses nicht, während er Kohlehydrate

1) Vermischte Schriften 1845, p. 355; Bot. Ztg. 1855, p. 115.
2) Die Stärkekörner 1858, p. 398.
3) Grundzüge d. Anat. u. Physiol. 1851, p. 45.

als die wahrscheinlichsten Produkte der Assimilation erklärte. Bei älteren Autoren taucht die Frage nach den zuerst entstehenden Produkten überhaupt nicht präcis auf, und so stützt sich z. B. Senebier[1] einfach auf das Vorkommen in der Pflanze, wenn er Gummi, Harz, Oel, organische Säuren durch den Prozess der Kohlenstoffassimilation entstehende Produkte nennt.

Wo Stärke in dem Chlorophyllkorn sich ausbildet, tritt sie in diesem oder ebenso in dem grüngefärbten Protoplasmakörper der Palmellaceen, wie von Nägeli[2] verfolgt wurde, in Form winziger glänzender Punkte auf, welche allmählich zu mehr oder weniger ansehnlichen Stärkekörnern heranwachsen. Indess ist nicht alle in Chlorophyllkörnern sich findende Stärke innerhalb dieser entstanden, da jene nicht selten um präexistirende Stärkekörner sich ausbilden. Diese Entstehung, welche von Mohl[3] bereits constatirt wurde, ist nach den Erfahrungen verschiedener Forscher weiter verbreitet, und nach den Untersuchungen Mikosch's[4] ist es Regel, dass in jungen stärkeführenden Organen die Chlorophyllkörner durch Umhüllung eines Stärkekornes mit grüner, resp. gelber plasmatischer Masse gebildet werden, während sie, da wo Stärke fehlt, durch eine entsprechende Differenzirung des Protoplasmas sich ausbilden. Uebrigens verschwindet gewöhnlich die umhüllte Stärke nach einiger Zeit, und die Chlorophyllkörner functioniren dann, gleichviel wie entstanden, in derselben Weise bei der Kohlensäurezersetzung.

Sollte nun in konkreten Fällen Stärke unabhängig von der Kohlenstoffassimilation in präformirten Chlorophyllkörnern entstehen, so wird sie deshalb doch nach wie vor Produkt dieser Assimilation überall da sein, wo ihre Entstehung als Funktion der Kohlensäurezersetzung sich in zweifelloser Weise darthun lässt. So folgert Böhm freilich nicht, der, weil er den Nachweis geführt zu haben glaubt, dass Stärke an den Chlorophyllkörnern der Primordialblätter der Feuerbohne auch durch Stoffmetamorphose zugeleiteter organischer Baustoffe ihren Ursprung nehme, diesen Körper überhaupt als ein durch diesen Prozess der Kohlenstoffassimilation entstehendes Produkt beseitigt zu haben glaubt. Obgleich es nun durchaus nicht überraschen könnte, wenn ein so häufig im Stoffwechsel gebildeter Körper auch in den aus dem Protoplasma differenzirten Chlorophyllkörnern aus Glycose, Oel oder sonstigen plastischen Stoffen seinen Ursprung nähme, obgleich wir ferner Beispiele kennen, dass durch Licht Stoffmetamorphosen, auch mit Stärkebildung verbundene, angeregt oder in andere Bahnen gelenkt werden, so fehlen doch bis dahin sichere Beweise für eine derartige von der Kohlenstoffassimilation direkt unabhängige Entstehung von Stärke in den Chlorophyllkörnern. Denn in Böhm's Arbeit[5], welche eine derartige Stärkebildung wieder behauptet, nachdem dieselbe zuvor theilweise widerrufen und in früheren Mittheilungen die beim Keimungsprocess durch Umhüllung in Chlorophyllkörner eingeschlossenen Stärkekörner in unbegreiflicher Weise mit autochthon entstandenen confundirt worden waren[6], ist eine zum Beweise genügende kritische Versuchsanstellung nicht zu finden. Einer eingehenden Kritik kann ich an dieser Stelle die Versuche und die Schlussfolgerungen Böhm's nicht unterwerfen.

Die Existenz kleiner Stärkemengen in den Chlorophyllkörnern kann oft nicht durch unmittelbare Betrachtung oder einfachen Zusatz von Jodlösung wahrgenommen werden. Sichere Resultate erhält man aber, indem man, nach der von Böhm[7] eingeschlagenen und von Sachs[8] verbesserten Methode, Blattstücke u. dgl. in Alkohol liegend bis zur Entfärbung der Sonne exponirt, dann einige Stunden oder auch einen Tag in mässig verdünnte Kalilauge bringt, darauf mit Essigsäure ansäuert und mit Jodlösung prüft. Eine Behand-

1) Physiologie végétale 1800, Bd. 3, p. 171. — Aehnlich Davy, Elements of Agricultural Chemistry 1821, III. Aufl., p. 205 u. 214.
2) Die Stärkekörner 1858, p. 398.
3) Bot. Ztg. 1855, p. 115.
4) Unters. über die Entstehung d. Chlorophyllkörner. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1878, Bd. 78, Abth. I. Die übrige Literatur ist hier citirt.
5) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 124.
6) Ueber Stärkebildung in den Keimblättern d. Kresse u. s. w. Separatabdr. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1874, Bd. 69, Abth. I, und Ueber Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern 1876, Bd. 73, Abth. I. (Separatabz.)
7) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 22, p. 500.
8) Flora [illegible]

lung mit Kalilauge vor dem Einlegen in Alkohol habe ich vielfach noch vortheilhafter gefunden. Auch durch direkte Anwendung von Chlorzinkjodlösung konnte Mikosch (l. c. p. 16) gute Resultate erhalten.

Relation der Gasvolumina. Nach den ausgedehnten Untersuchungen Boussingault's wird bei der Kohlenstoffassimilation durchgehends ein der verarbeiteten Kohlensäure annähernd gleiches Volumen Sauerstoff gebildet, doch sind die Abweichungen von genauer Aequivalenz immerhin zu ansehnlich, um sie auf Fehlerquellen schieben zu können, welche bei diesem ausgezeichneten Experimentator jedenfalls auf ein Minimum eingeschränkt waren. In der einen Versuchsreihe[1]) wurden Blätter von Land- oder Wasserpflanzen in einem geschlossenen Ballon in kohlensäurehaltiges Wasser gebracht, der Sonne exponirt, dann durch Kochen alles Gas ausgetrieben und aufgesammelt. Die analytischen Befunde gaben dann die gewünschten Daten, da der Gasgehalt des angewandten Wassers bekannt und ebenso die in den Blättern eingeschlossenen Gase an den Versuchsobjekten gleichartigem Materiale ermittelt worden waren. Aus den 41 einzelnen Versuchen ergab sich, dass im Mittel für 100 Volumina Kohlensäure 98,75 Volumina Sauerstoff erschienen waren (Tabelle l. c. p. 378); die extremen Differenzen beliefen sich auf einen Ueberschuss von 5 Procent und ein Deficit von 11,3 Procent Sauerstoff. Zu ähnlichen Resultaten führen auch die mit Blättern von Landpflanzen in einem abgeschlossenen Gasgemenge von Boussingault[2]) ausgeführten Versuche.

In den Experimenten mit gashaltigem Wasser würden die Differenzen wohl noch etwas geringer ausfallen, wenn nicht ein kleiner analytischer Fehler durch Anwendung von Pyrogallussäure als Absorptionsmittel für Sauerstoff in Betracht käme, indem hierbei unter Umständen ein klein wenig Kohlenoxyd und Kohlenwasserstoff entstehen kann[3]). Auf diese Fehlerquellen fällt das Minimum von Kohlenwasserstoffen, welches Boussingault in den erstgenannten Versuchen fand, und spezielle Untersuchungen von Cloez[4]) und namentlich von Corenwinder[5]) haben denn auch gezeigt, dass in assimilirenden und gesunden Pflanzen weder ein flüchtiger Kohlenwasserstoff noch Kohlenoxyd entsteht. Ueberhaupt ist als Produkt der Assimilationsthätigkeit nur Sauerstoff von gasartigen Körpern bekannt, denn ein Auftreten von Stickgas, dessen Entstehung Saussure[6]) annahm, hat sich durch Boussingault's Experimente nicht bewahrheitet. Wenigstens können die in den Versuchen mit lufthaltigem Wasser gefundenen kleinen Differenzen unvermeidlichen Fehlerquellen entstammen, und vielleicht war ein Theil des nicht absorbirten und als Stickstoff aufgeführten Gasrückstandes Kohlenoxydgas. Das von Saussure gefundene Stickgas muss also entweder als solches in den Pflanzen vorhanden gewesen sein oder der Befund wurde durch analytische Fehler herbeigeführt, welche bei dem damaligen Zustand der Gasanalyse sehr verzeihlich sein würden. Auf in der Pflanze enthaltenes Stickgas führt sich ebenfalls der Stickstoff zurück, welcher sich in den von beleuchteten Wasserpflanzen ausgeschiedenen Gasen auch dann findet, wenn das Wasser stickstofffrei und der Zutritt der Luft abgeschlossen ist. Die Versuche von Cloez und Gratiolet[7]) zeigen dem entsprechend, dass mit fortdauernder Gasabscheidung der Stickstoffgehalt in dem Gase mehr und mehr abnimmt.

Aus Obigem ergibt sich ohne weiteres, dass auch das Gesammtvolumen eines Gasgemenges, in welchem Pflanzen Kohlensäure zersetzen, annähernd constant bleibt, wie das thatsächlich die Experimente Boussingault's (l. c.), Pfeffer's[8]), Godlewski's[9]), Holle's[10]) u. A.

---

1) Agronom., Chimie agricole etc. 1864, Bd. 3, p. 266. Auch Annal. d. chimie et de phys. 1862, III sér., Bd. 66, p. 385.

2) Agronomie etc. 1868, Bd. IV, p. 267 (Tabelle p. 286). Auch Annal. d. chim. et d. phys. 1868, IV sér., Bd. 13, p. 282.

3) Boussingault in Fresenius' Zeitschrift für analyt. Chemie 1864, Bd. 3, p. 347; vgl. ebenda Poleck 1869, Bd. 7, p. 451.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV sér., Bd. 20, p. 180.

5) Compt. rend. 1865, Bd. 60, p. 120.   6) Rech. chimiqu. 1804, p. 42.

7) Annal. d. chim. et d. phys. 1851, III sér., Bd. 32, p. 57. Vgl. auch Boussingault, Agronomie etc. 1864, Bd. 3, p. 271.

8) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 36.

9) Ebenda 1873, I, Heft 3, p. 343.   10) Flora 1877, p. 187.

freilich aus rein theoretischen Erwägungen, als die zunächst bei der Kohlenstoffassimilation entstehenden Produkte ansprach, die, wenn sie des Nachts gebildet, des Tags unter Sauerstoffabscheidung weiter zu Kohlehydraten verarbeitet würden. Es ist nun in der That in keiner Weise erwiesen und auch durchaus nicht wahrscheinlich, dass in dieser Weise die unter Kohlensäurezersetzung verlaufende Assimilation sich abspielt, doch scheiden nach Ad. Meyer[1]) thatsächlich Bryophyllum und andere Crassulaceen unter Verarbeitung freier organischer Säuren Sauerstoff ab. Indess ist noch durchaus unentschieden, welcher Art der Verlauf dieser Verarbeitung ist, ob etwa durch Licht nur Kohlensäure abgespalten, und diese in gewöhnlicher Weise im Chlorophyllapparat verarbeitet wird, oder ob vielleicht gar eine von der Mitwirkung des Chlorophyllapparates ganz unabhängige Sauerstoffproduktion vorliegt. Mag man auch geneigt sein, das erstere für wahrscheinlich zu halten — und die Thatsachen sprechen eher dafür als dagegen — so muss doch durchaus der empirischen Begründung die endgültige Entscheidung in dieser Frage überlassen werden.

Von Heyne[2]) wurde beobachtet, dass die Blätter von Bryophyllum calycinum während der Nacht einen sauren Geschmack annehmen und diesen bei Beleuchtung verlieren; Link[3]) fand dann ähnliches auch bei einigen anderen Crassulaceen. Ad. Meyer hat durch Titrirung ermittelt, dass im Dunklen sich eine ziemliche Menge freier Säure in Blättern von Bryophyllum bildet (1875, p. 430. Zur Neutralisation waren nach 15 Stunden Verdunklung 0,1 ccm von $^1/_{10}$ Normalkalilösung, nach Beleuchtung nur 2—3 Tropfen nöthig), und dass diese Säure nicht Kohlensäure ist. Die zuvor dunkel gehaltenen Blätter lieferten nämlich, wenn sie unter Zusatz von etwas Schwefelsäure ausgekocht wurden, relativ nur wenig Kohlensäure und insbesondere trat dann, wenn die Blätter über Kalilauge in kohlensäurefreiem Raume gehalten worden waren, nur eine geringe Trübung des Barytwassers ein, während die gleiche Blattmenge (28 gr) am Licht leicht 40 ccm Sauerstoff abgegeben haben würde (l. c. 1878, p. 284). Analoge Resultate ergaben Auspumpungsversuche, nach welchen auch locker gebundener Sauerstoff nicht in Bryophyllum vorhanden ist. Dieses folgt ferner daraus, dass Blätter in sauerstofffreiem Wasserstoffgas, im Dunklen gehalten, gleichfalls die fragliche Säure bilden. Allerdings absorbiren insbesondere fleischige Pflanzentheile erheblichere Mengen Kohlensäure, und dieserhalb dauerte es auch längere Zeit, ehe eine ins Dunkle gebrachte Opuntia vulgaris Kohlensäure abgab, obgleich dieselbe erhebliche Mengen Sauerstoff aufnahm. Doch muss es immerhin dahin gestellt bleiben, ob dieser Umstand allein herbeiführte, dass in Experimenten von Saussure[4]) ein Cactus das $1^1/_4$fache seines Volumens an Sauerstoff aufnahm, ehe Kohlensäure exhalirt wurde. Doch wie dem auch sei, — wir werden auf diese Absorption im Kap. Athmung zurückkommen — nach den erwähnten Versuchen Meyer's kann der von Bryophyllum producirte Sauerstoff nicht allein in der Pflanze präexistirender Kohlensäure entstammen, welche freilich, wo sie entstanden ist, auch verarbeitet und zur Produktion von Sauerstoff verwandt wird.

Um eine direkte Sauerstoffabspaltung dürfte es sich aber nicht handeln, da nach Meyer (1878, p. 335) die Entsäuerung ohne Sauerstoffproduktion in beleuchteten Blättern von Bryophyllum vor sich ging, welche durch Aufenthalt in einem Phosphor enthaltenden Raume offenbar getödtet waren. Ob hierbei Kohlensäure gebildet wurde, theilt Meyer nicht mit, welcher auf diesen Versuch nicht das gebührende Gewicht legt. Gegen eine Abspaltung von Kohlensäure sprechen keine entscheidenden Erfahrungen, denn das Unterbleiben der Ausscheidung dieses Gases in lebhaft Kohlensäure zersetzenden Pflanzen ist leicht verständlich[5]). Eine Abspaltung von Kohlensäure ist aber an sich durchaus nicht unwahrschein-

---

1) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 410, und 1878, Bd. 21, p. 277. Die Sauerstoffausscheidung fleischiger Pflanzen 1876.

2) Jahrbücher d. Gewächskunde von Sprengel, Schrader u. Link 1819, Heft 2, p. 70.

3) Ebenda p. 73. 4) Rech. chimiqu. 1804, p. 64.

5) Meyer l. c. p. 330. Zu vergl. Saussure's bezügliche Experimente mit Opuntia l. c. p. 89.

lich, da thatsächlich Oxalsäure, Bernsteinsäure und überhaupt manche organische Säuren bei Gegenwart von Oxydsalzen des Eisens und Urans energisch Kohlensäure entwickeln[1], und gewisse organische Stoffe in analogem Sinne vermittelnd wirken mögen. Sollte solches in Bryophyllum und sich ähnlich verhaltenden Pflanzentheilen die Ursache der Entsäuerung sein, dann würde freilich ein interessanter, vom Licht abhängiger Prozess des Stoffwechsels vorliegen, jedoch die Sauerstoffproduktion auch hier von Kohlensäurezersetzung herrühren. Vielleicht wirkt das Licht mehrfach in solchem Sinne entsäuernd, da bekannt ist, wie vergeilte Keimpflanzen wesentlich mehr freie Säure als am Licht erzogene enthalten[2]. — Speziell bei Bryophyllum ist nach Ad. Meyer (1878, p. 298) die fragliche Säure eine Isomere der Aepfelsäure. Da aber die Zersetzung nicht von der Säure allein, sondern auch von mitwirkenden Körpern abhängt, so würde es nicht auffallend sein, wenn diese oder andere Säuren in bestimmten Fällen nicht durch Beleuchtung zersetzt werden.

Uebrigens wird in allen beleuchteten grünen Pflanzen, ohne dass Kohlensäure in ihrer Umgebung geboten ist, etwas Sauerstoff producirt, da die durch Athmung gebildete Kohlensäure sogleich wieder verarbeitet wird. So lange Sauerstoff genügend vorhanden ist, bleibt bei diesem Kreislauf das Volumen einer abgesperrten Luftmenge constant, nimmt aber bei Mangel des Sauerstoffs zu, durch die in der intramolekularen Athmung abgespaltene Kohlensäure, resp. den aus dieser producirten Sauerstoff[3]. Dagegen führt es sich natürlich auf von Aussen gebotene Kohlensäure zurück, wenn diese gelösten Bicarbonaten entnommen wird. Offenbar aber wird, wenn Calciumbicarbonat geboten ist, die durch partielle Dissociation freie Kohlensäure in die Pflanze eindringen, und so endlich durch Fortdauer dieses Prozesses Calciumcarbonat sich aus denselben Gründen, wie beim Stehen des Wassers an der Luft, ausscheiden und eventuell als Incrustation an Pflanzentheilen absetzen. Uebrigens soll die Kohlensäure des Calciumbicarbonats, dessen Existenz in Lösung aber zweifelhaft ist, nach Schützenberger[4] nicht ganz so leicht wie freie Kohlensäure verarbeitet werden. Ob und in wie weit die Bicarbonate der Alkalien die Pflanze mit Kohlensäure versorgen können, ist noch festzustellen. Draper[5] will zwar positive Resultate erhalten haben, doch stimmen damit Grischow's[6] Beobachtungen nicht überein. Eine partielle Dissociation dieser Salze in Lösung ist wahrscheinlich, und ausserdem muss an Zerlegung durch von der Pflanze ausgeschiedene Säuren gedacht werden.

Herkunft der Kohlensäure.

§ 40. Der mit der Kohlenstoffassimilation verbundene Gasaustausch wird durch die Verhältnisse geregelt, welche im Allgemeinen in den Kapiteln über Gasaustausch und Stoffaufnahme behandelt wurden. Die maassgebenden Umstände bringen es auch mit sich, dass eine Landpflanze fast die ganze Kohlensäure aus der die assimilirenden Organe umgebenden Luft schöpft, durch die Wurzeln und überhaupt die im Boden befindlichen Theile aber den Blättern nur wenig Kohlensäure zugeführt wird. Die so gewonnene Kohlensäure reicht

---

1) Becquerel, la lumière 1868, Bd. 2, p. 60; Ar. Müller, Einwirkung des Lichtes auf Wasser 1874, p. 25; Seekamp, Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1862, Bd. 122, p. 113, u. 1865, Bd. 133, p. 253. Für Aepfelsäure hat Ad. Meyer (1878, l. c. p. 321) solche Zersetzung nachgewiesen. — Auf die Zersetzung von Quecksilberoxalat basirt das von Eder (Chem. Centralblatt 1880, p. 2) vorgeschlagene Photometer.

2) Wiesner, Unters. über d. Beziehung d. Lichtes zum Chlorophyll 1874, p. 49. Separatabzug aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 69. Abth. 1.

3) Vgl. Böhm, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1877, Bd. 185, p. 248.

4) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 272.

5) Annal. d. chimie et de phys. 1844, III sér., Bd. 11, p. 223.

6) Journal für prakt. Chemie 1845, Bd. 34, p. 170.

nicht einmal aus, um in entstärkten Chlorophyllkörnern eine nachweisbare Produktion von Stärke zu erzielen, denn deren Auftreten konnte Moll[1] in keinem seiner Versuche konstatiren, in denen Zweige in kohlensäurefreier Luft, die Wurzeln aber in einem humösen und also verhältnissmässig kohlensäurereichen Boden sich befanden[2]. Liegt nun, wie schon Saussure[3] richtig erkannte, die hauptsächliche Quelle der Kohlensäure in der die grünen Pflanzentheile umgebenden Luft, so können doch kleine Mengen Kohlensäure den assimilirenden Organen von den Wurzeln aus zugeleitet werden, wie gleichfalls der eben genannte Forscher (l. c. p. 112 u. 122) durch verschiedene Experimente darthat (z. B. durch die Sauerstoffproduktion in abgesperrtem und kohlensäurefreiem Raum befindlicher Pflanzentheile), und wie von Boussingault[4]) bestätigt wurde. Uebrigens muss die Ausgiebigkeit der Transpiration, resp. die hierdurch veranlasste Wasser- und Gasbewegung in der Pflanze von Bedeutung sein für das Quantum Kohlensäure, welches vom Boden aus in die Pflanze gelangt. Die günstige Wirkung aber, welche in Versuchen Stöckhardt's[5]) Zufuhr von Kohlensäure zum Boden auf das Gedeihen von Pflanzen hatte, muss in indirekten Wirkungen dieses Gases auf Bodenbestandtheile gesucht werden.

Fast die gesammte zur organischen Substanz verarbeitete Kohlensäure entstammt also der Kohlensäure der Luft, welche freilich gewöhnlich nur 0,04 bis 0,06 Proc. von diesem Gase enthält. Wie ein Stück Aetzkali, so schöpfen die gleichfalls als Anziehungscentrum wirkenden assimilirenden Organe allmählich grosse Mengen Kohlensäure aus der Luft, und die Ausgiebigkeit dieser Thätigkeit wird durch die Flächenausdehnung der Blätter, sowie durch die Bewegung der Luft in hohem Grade begünstigt. In der That zeigen die Experimente Boussingault's[6]), ebenso die von Vogel und Witwer[7]), ferner von Corenwinder[8]), welche ansehnliche Mengen Kohlensäure bewegter Luft von einer assimilirenden Pflanze entnommen werden. Boussingault brachte einen mit 20 Blättern besetzten Zweig des Weinstocks in einen Ballon und leitete Luft durch den von der Sonne beschienenen Apparat. Da die eintretende Luft 0,04 bis 0,045, die austretende 0,01 bis 0,02 Kohlensäure enthielt, so entnahm der eingeschlossene Pflanzentheil den 15 Litern Luft, welche pro Stunde passirten, 45 bis 30 ccm Kohlensäure (0,088—0,059 gr), und im Laufe von 12 Stunden würden unter solchen Umständen 0,956 bis 0,608 gr Kohlensäure von diesem einzigen Zweige verarbeitet worden sein[9]). Beachtet man aber, dass an einem Weinstock und

---

1) Landwirthschaftl. Jahrbücher 1877, Bd. 6, p. 329. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 105. — Auch zeigen u. a. Experimente Cailletet's (Compt. rend. 1871, Bd. 73, p. 1476), dass humöser Boden eine zum Fortkommen der Pflanze ausreichende Menge Kohlensäure nicht liefern kann.

2) Ueber Kohlensäuregehalt der Bodenluft vgl. z. B. Boussingault, Agronomie etc. 1861, Bd. 2, p. 130; Möller, Botan. Jahresbericht 1877, p. 676.

3) Rech. chimiqu. 1804, p. 51. 4) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 294.

5) Versuchsstat. 1858, Bd. 1, p. 21.

6) Die Landwirthschaft, übers. von Gräger 2. Aufl., 1851, Bd. 1, p. 40.

7) Abhandlg. d. Münchner Akad. 1852, Bd. 6, p. 267.

8) Annal. d. chim. et d. phys. 1858, III sér., Bd. 54, p. 321.

9) Als Garreau (Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 289) Barytwasser, welches eine Oberfläche von 300 qcm bot, bei ruhiger Luft stehen liess, waren in einer Stunde 15 ccm Kohlensäure absorbirt worden.

ebenso an anderen grösseren Pflanzen die assimilirende Masse weit ansehnlicher ist, so leuchtet ein, wie eine Pflanze den ganzen Kohlenstoff für die grossen Mengen in einer Vegetationsperiode producirter organischer Substanz der Luft sehr wohl zu entnehmen vermag.

Wo Laubblätter vorhanden, sind gerade diese die am ausgiebigsten assimilirenden Organe, welche, weil sie Kohlensäure wesentlich direkt aus der Atmosphäre aufnehmen, auch energisch assimiliren, wenn sie isolirt in kohlensäurehaltige Luft gebracht werden. Den Weg ins Innere nehmen Kohlensäure, sowie Sauerstoff in der im Kapitel Gasaustausch gekennzeichneten Weise, sowohl durch die Cuticula, als auch durch die Spaltöffnungen. Dass durch die Cuticula Kohlensäure, resp. Sauerstoff in reichem Maasse dringen, zeigen die Erfolge von Experimenten Boussingault's [1]), in welchen die spaltöffnungsführende Unterseite mit Stärkekleister verklebt oder mit Hülfe dieses Materiales zwei Blätter mit ihren gleichnamigen Flächen aufeinander gekittet waren. Unter diesen Umständen wurde durchgehends mehr Kohlensäure verarbeitet, wenn die Oberseite dem Lichte zugewandt und unverklebt geblieben war, als dann, wenn die untere Blattfläche die freie und beleuchtete Seite war. Aus diesen Resultaten folgt aber nicht eine in mechanischer Hinsicht bevorzugte Permeabilität der Cuticula der Blattoberseite, da auch andere Verhältnisse, wie Chlorophyllgehalt der Zellen, begünstigte Lage der aktivsten Zellen gegenüber Beleuchtung und Gaswechsel mitspielende Faktoren sind.

Der Gasaustausch submerser Pflanzen, die Ursachen, warum Sauerstoffproduktion einen positiven Druck im Inneren zu Stande bringt und dieserhalb aus Schnittflächen ein Blasenstrom sich entwickelt, sind in § 19 behandelt worden. Wie die Wasserpflanzen verhalten sich im Wesentlichen auch die in Wasser untergetauchten Landpflanzen, bei denen je nach Umständen ein Blasenstrom aus der Schnittfläche hervortreten, einzelne Blasen an der Oberfläche sich ablösen oder das Gas sich diosmotisch in das umgebende Wasser verbreiten kann. Nicht selten adhärirt eine die Benetzung verhindernde Luftschicht an der Blattfläche, durch welche dann der Gasaustausch mit dem Wasser in leicht auszumalender Weise vermittelt wird. In den Zellen selbst sind Gasblasen weder bei Wasserpflanzen, noch bei Landpflanzen beobachtet werden, der bei der Assimilation producirte weniger lösliche Sauerstoff wird also genügend schnell aus der Zelle entfernt, um eine gasförmige Abscheidung unter den gegebenen Verhältnissen zu vermeiden. Sinkt der für die Gasabsorption bedeutungsvolle Turgor, so lässt die Assimilationsthätigkeit, wie andere vitale Funktionen, nach, und Boussingault [2]) fand z. B. bei Verlust der Hälfte des Constitutionswassers die durch ein Blatt von Prunus laurocerasus vermittelte Kohlensäurezersetzung auf $^1/_6$ herabgedrückt.

Das von submersen Pflanzen ausgeschiedene Gas ist nie reiner Sauerstoff, weil sich demselben schon innerhalb der Pflanze Stickgas und, wo genügend vorhanden, Kohlensäure beimengt, ferner beim Ansammeln unter Berührung mit Wasser sich noch ein weiterer Austausch mit den im Wasser gelösten Gasen vollzieht. Die Ursachen dieser Verhältnisse, welche sich aus bekannten physikalischen Gesetzen und dem im Kap. III über

---

1) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 359. — Aehnliche Versuche auch angestellt von Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1853, Bd. 10, p. 11.

2) L. c. p. 217.

Gasaustausch in der Pflanze Gesagte im Allgemeinen ergeben, hat bereits Draper[1]) im Wesentlichen richtig aufgefasst. Der Gehalt an Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure schwankt deshalb, wie nicht anders zu erwarten, und wie die seit Ende des vorigen Jahrhunderts ausgeführten zahlreichen Analysen zeigen, in sehr erheblichem Grade. In einer Zusammenstellung verschiedener Resultate bei de Candolle[2]) liegt der Sauerstoffgehalt zwischen 25 und 85 Proc., und Wolkoff[3]) fand sogar bis 98 Proc. Sauerstoff in dem aufgesammelten Gase. Der Kohlensäuregehalt ist in gewöhnlichem Wasser und bei einigermaassen ausgiebiger Assimilation meist sehr gering, öfters fast verschwindend, erreicht aber in sehr kohlensäurereichem Wasser auch sehr hohe Werthe (Müller l. c. p. 505). Mit steigender Kohlensäurezersetzung nimmt im Allgemeinen der Sauerstoffgehalt in dem unter sonst gleichen Umständen ausgeschiedenen Gase zu, wie das schon Daubeny[4]) beobachtete, und ebenso Experimente von Cloez und Gratiolet[5]) zeigen, in denen u. a. die hinter weissem Glase ausgeschiedenen 73,7 ccm Gas 76,8 Proc. Sauerstoff, die in gleicher Zeit hinter blauem Glas entwickelten 18 ccm Gas 44,6 Proc. Sauerstoff enthielten. Aus den Versuchen dieser Forscher (l. c. p. 57) ergibt sich auch, dass mit Verminderung des Stickgases im Wasser und in der Pflanze der Sauerstoffgehalt im angesammelten Gase zunimmt. Dieser betrug, als Pflanzen in ausgekochtes Wasser kamen, welchem zeitweise Kohlensäure zugeführt wurde, anfangs 84,3 Proc., während 97,1 Proc. Sauerstoff gefunden wurden, als nach achttägiger Fortsetzung der Versuche das aufgesammelte Gas analysirt wurde.

Dieser Verhältnisse halber wird mit nachlassender Assimilation für die gleiche Menge Sauerstoff eine grössere Gasmenge aus dem abgeschnittenen Stengel einer Wasserpflanze hervorkommen. Bleiben hierbei die Gasblasen gleich gross, so fällt deren Zahl und ebenso der nach dieser abgeschätzte Assimilationswerth für die minder wirksame Lichtquelle relativ zu hoch aus[6]). Deshalb bietet aber doch die zuerst von Dutrochet[7]), dann von Sachs[8]), Wolkoff, Pfeffer u. A. angewandte Methode des Gasblasenzählens eine oft sehr schätzbare Methode, um den Assimilationswerth ungleich wirksamer Lichtquellen vergleichend zu prüfen (vgl. Fig. 17, p. 141). Wird ein nicht zu kohlensäurereiches Wasser angewandt und dafür gesorgt, dass die Schnittfläche der Ausgleichung des Druckes kein zu grosses Hinderniss entgegensetzt, so nimmt der Blasenstrom meist in weniger als 1 Minute einen constanten Werth an, wenn die Pflanze in anders wirksame Beleuchtungsverhältnisse gesetzt wird, und hört ganz auf, wenn die Pflanze verdunkelt wird. Natürlich können andere Ursachen, wie Bereicherung des Wassers mit Kohlensäure, Erhöhung der Temperatur u. s. w. vorübergehend gewisse Gasblasenentwicklung hervorrufen, die bei constanten Bedingungen im Lichte erzielte Gasblasenentwicklung wird aber allein durch die Produktion von Sauerstoff veranlasst. Den in § 19 mitgetheilten Beweisen füge ich noch hinzu, dass nach den Versuchen von Dr. Schwarz die Blasenentwicklung aufhört, wenn Elodea in ein möglichst beschränktes Wasservolumen gebracht wird, zu welchem nur kohlensäurefreie Luft Zutritt hat. Chloroform, welches nach Claude Bernard[9]) die Sauerstoffproduktion sistiren soll, hebt dagegen, nach den von Dr. Schwarz gewonnenen Erfahrungen, die Blasenabscheidung aus Elodea und Ceratophyllum nicht eher ganz auf, als bis die Pflanze soweit Schaden genommen hat, dass sie nach Entziehung des Chloroforms zu Grunde geht.

---

1) Annal. d. chim. et d. phys. 1844, III sér., Bd. 11, p. 221. — Ferner N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 484.

2) Pflanzenphysiologie 1833, Bd. I, p. 102.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 16.

4) Philosoph. Transactions 1836, Pt. I, p. 157.

5) Annal. d. Chimie et d. Phys. 1851, III sér., Bd. 32, p. 51.

6) Pfeffer, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 52.

7) Mémoires etc. Brüssel 1837, p. 182. 8) Bot. Ztg. 1864, p. 363.

9) Leçons sur les phénomènes d. l. vie 1878, p. 278.

Spezifische Assimilationsenergie und äussere Einflüsse.

§ 41. Die spezifischen Eigenschaften der Pflanzen und Pflanzentheile bringen es mit sich, dass gleich grosse Blätter verschiedener Pflanzen unter denselben Bedingungen ungleiche Mengen Kohlensäure verarbeiten. Diese Differenzen entspringen z. Th. schon aus verschiedenem Gehalt an Chlorophyllkörnern, dem mehr oder weniger den Gasaustausch und das Eindringen von Lichtstrahlen begünstigenden Aufbau, sowie aus der ungleichen Ausgiebigkeit der Athmung. Da letztere in jungen Organen intensiv ist, die Kohlensäurezersetzung aber in diesen zumeist noch nicht den Höhepunkt erreicht, so geben ganz junge Blätter (vgl. Kap. Athmung) nicht selten Kohlensäure im Licht ab. Da ferner mit höherem Alter die Assimilationsfähigkeit endlich wieder abnimmt, so muss in Blättern einer bestimmten Entwicklungsphase die Fähigkeit zur Produktion organischer Substanz ein Maximum erreichen.

Vermuthlich wird auch den einzelnen Chlorophyllkörnern verschiedener Pflanzen eine spezifisch ungleiche Befähigung für Kohlensäurezersetzung zukommen, so gut wie ja auch die Protoplasmakörper mit spezifisch differenter Reaktionsfähigkeit ausgestattet sind. Entscheidende Erfahrungen in dieser Hinsicht fehlen allerdings, denn aus obigen und noch anderen Verhältnissen kann es sich ergeben, dass z. B. ein Blatt in einem gedämpften Lichte noch Sauerstoff ausgibt, in dem ein anderes, chlorophyllreiches schon Sauerstoff consumirt[1], oder eine Schattenpflanze unter Beleuchtungsverhältnissen fortkommt, in denen bestimmte andere Pflanzen nicht mehr eine zu ihrem Fortkommen genügende Menge organischer Substanz zu produciren vermögen. Ebenso geht aus Versuchen Weber's[2]) nur hervor, dass verschiedene Pflanzen, bei Cultur unter denselben Bedingungen, für gleiche Blattfläche ungleiche Menge organischer Substanz produciren. Auch nach einer, übrigens nur approximativen Correction für Athmungsverlust zeigt doch der so für Assimilationsenergie gewonnene Ausdruck natürlich nicht die relative Assimilationsenergie eines einzelnen Chlorophyllkornes an.

In einem Gewächshaus cultivirt, gewann z. B. eine Topfpflanze von Phaseolus multiflorus in 48 Tagen 5,836 gr Trockensubstanz, während diese Zunahme für Helianthus annuus in derselben Zeit 29,806 gr betrug. Aus diesen Zahlen berechnet sich, unter Berücksichtigung der Blattflächenentwicklung und nach Anbringung einer Correctur für Athmungsverlust, als Assimilationsenergie für 1 qm Blattfläche in 10 Stunden für Phaseolus 3,413 gr und für Ricinus 5,559 gr. Diese Werthe sind zugleich weitere Beispiele für die Ausgiebigkeit der Kohlenstoffassimilation, durch die allein im ewigen Kreislauf der Natur der in einfache Zersetzungsprodukte endlich übergehende Kohlenstoff wieder zu organischen Verbindungen verjüngt wird. Aus der weiteren Verarbeitung dieser Produkte gehen die organischen Körperbestandtheile der Pflanzen und Thiere hervor, die sich also zurückführen auf die Arbeit, welche die von der Sonne unserem Planeten zugesandten Strahlen in dem Chlorophyllapparat der Pflanze

---

1) Beispiele bei Corenwinder, Annales d. chimie et de physique 1858, III sér., Bd. 54, p. 320.

2) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. II, p. 346.

leisteten. Durch diesen Prozess wird ferner der Gleichgewichtszustand in der Zusammensetzung der Luft erhalten, welcher durch Verbrennung, Verwesung u. dgl. dauernd Sauerstoff entzogen und Kohlensäure zugeführt wird.

Da die Kohlensäurezersetzung nur in dem von Lichtstrahlen getroffenen Chlorophyllapparat sich abspielt, so ist sie dieserhalb von der Aussenwelt durchaus abhängig. Von den durch die Sonne uns zugesandten Strahlen rufen aber nur die für unser Auge wahrnehmbaren Kohlenstoffassimilation hervor. Die dunklen Wärmestrahlen wirken nur insofern, als sie Einfluss auf den Temperaturzustand der Pflanze haben, und von diesem die Reaktionsfähigkeit des Organismus auch bei der Kohlensäurezersetzung abhängig ist, ein Verhältniss, welches schon von Senebier[1]) richtig erkannt wurde. Aus den allerdings noch nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen über die Abhängigkeit der Kohlenstoffassimilation von der Temperatur geht soviel mit Gewissheit hervor, dass jene noch bei verhältnissmässig niederen Temperaturgraden von statten geht, ein Optimum bei einer auch anderen Funktionen günstigen Wärme erreicht, mit weiter steigender Temperatur dann abnimmt, um, wie es scheint, ihre Grenze bei einer unterhalb der Tödtungstemperatur liegenden Wärme zu finden. Die Assimilationskurve hat also einen wesentlich anderen Verlauf, als die Athmungskurve, welche bis mindestens nahe an die das Leben vernichtenden Wärmegrade steigt. Diese mit der Temperatur ungleiche Relation muss jedenfalls auf die Lage des nach producirtem Sauerstoff oder nach zersetzter Kohlensäure bestimmten Optimums der Kohlenstoffassimilation einen gewissen Einfluss geltend machen.

Ferner ist von Bedeutung für die Kohlenstoffassimilation die partiäre Pressung der Kohlensäure in dem Sinne, dass bei einem bestimmten Kohlensäuregehalte die ausgiebigste Kohlensäurezersetzung stattfindet. Reine Kohlensäure verhindert bei gewöhnlichem Luftdruck die Assimilation zwar nicht, hemmt sie indess sehr, wie schon Grischow[2]) bemerkte, und Boussingault[3]) näher feststellte, in dessen Versuchen u. a. ein Kirschlorbeerblatt pro qcm und Stunde in reiner Kohlensäure 0,5 bis 1,5 ccm, in einer bis zu 30 Proc. Kohlensäure enthaltenden Luft aber 4,0 bis 13,1 ccm Kohlensäure verarbeitete. Es handelt sich hier um Blätter, welche gleich nach Einbringen in Kohlensäure beleuchtet wurden und sich naturgemäss mit der Produktion von Sauerstoff eine mehr und mehr zu Assimilationsthätigkeit geeignete Luft schafften. Im Dunklen in reiner Kohlensäure gehalten, tritt zunächst ein weniger aktionsfähiger Zustand, endlich der Tod ein, und zwar geschieht dieses in der direkt schädlich wirkenden Kohlensäure schneller, als in dem indifferenten Stickstoff.

Dass die partiäre Pressung und nicht die Verdünnung der Kohlensäure mit indifferenten Gasen maassgebend ist, ergeben wieder die Versuche Boussingault's (l. c. p. 302). Als nämlich Kohlensäure durch Verminderung des Druckes auf ein grösseres Volumen gebracht war, wurde mit der verminderten Dichte der Kohlensäure eine reichliche Assimilationsthätigkeit beobachtet. Dem entsprechend fand Böhm[4]) die Assimilationsthätigkeit verringert, als er ein aus

1) Physikalisch-chem. Abhandlg. 1785, Bd. I, p. 24 u. 97.
2) Unters. über die Athmung 1819, p. 53. 3) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 286.
4) Ueber Bildung von Sauerstoff durch grüne Landpflanzen 1872, p. 18. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 66, Abth. I. — Vgl. auch N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1876, Bd. I, p. 353.

gleichen Theilen Wasserstoff und Kohlensäure bestehendes Gasgemenge unter einem Druck von $1^1/_2$ Atmosphären comprimirt hielt. Zweifellos würde auch eine stark gesteigerte partiäre Pressung des Sauerstoffs die Kohlensäurezersetzung hemmen, da durch jene, wie bei Athmung besprochen wird, sogar der Tod von Pflanzen herbeigeführt werden kann.

Da reine Kohlensäure die Assimilation verlangsamt, in sehr kohlensäurearmer Luft aber nicht soviel Kohlensäure zugeführt wird, als in energisch assimilirenden Pflanzentheilen verarbeitet werden kann, so gibt es schon als Resultante dieser zwei Faktoren ein Optimum des Kohlensäuregehaltes. (Wir haben hier gewöhnlichen Luftdruck im Auge.) Ein solches fand auch Godlewski [1]) in seinen Versuchen, welche in Luft verschiedenen Kohlensäuregehaltes vorgenommen wurden. Für Blätter von Glyceria spectabilis wurde das Optimum in Luft mit 8—10 Proc., für Typha latifolia mit 5—7 Proc. Kohlensäure gefunden, und für Oleander liegt es vielleicht noch etwas tiefer. Ein analoges Verhalten gibt Schützenberger [2]) für Wasserpflanzen an, indem bei Elodea die Kohlensäurezersetzung am ausgiebigsten in einem Wasser gefunden wurde, welches gegenüber mit Kohlensäure gesättigtem Wasser 5—10 Proc. von diesem Gase enthielt. Das Optimum fällt übrigens bei verschiedener Beleuchtung ungleich aus und wird, wie das aus Godlewski's Versuchen hervorgeht, mit gesteigerter Assimilationsthätigkeit erst bei einem etwas höheren Kohlensäuregehalt der Luft erreicht. Es erklärt sich dieses übrigens einfach daraus, dass mit gesteigerter Sauerstoffproduktion die innerhalb der Pflanze enthaltenen Gase relativ sauerstoffärmer werden.

Einfluss des Kohlensäuregehaltes. Als Beispiel führe ich hier die Resultate eines Versuchs von Godlewski an, welcher mit Stücken desselben Blattes von Glyceria spectabilis an einem sonnigen Tage angestellt wurde (l. c. p. 353. Vers. 12). Bei einer Expositionszeit von $1^1/_2$ Stunden wurden zersetzt bei mittlerem Kohlensäuregehalt der Luft von 3,9, 12,6 und 26 Proc. pro Stunde und qdm Blattfläche 8,31, 13,56 resp. 11,95 ccm Kohlensäure. Die Differenzen sind indess nicht immer so ansehnlich und fallen insbesondere auch in Versuchen mit Blättern von Oleander und Kirschlorbeer durchgehends geringer aus. Dieses gilt wenigstens für Versuche, in welchen der Kohlensäuregehalt innerhalb obiger Grenzen lag.

Aus obigen Erfahrungen folgt nicht, dass bei fortgesetztem Aufenthalt in kohlensäurereicher Luft eine Pflanze mehr organische Substanz producirt und mehr an Trockengewicht zunimmt, als in gewöhnlicher Luft, denn die schädlichen Einflüsse der Kohlensäure können früher oder später einen nachtheiligen Einfluss geltend machen. So kommen nach Davy [3]) Pflanzen in einer Luft, welche $^1/_3$—$^1/_2$ ihres Volumens Kohlensäure enthält, schlechter fort, und damit stimmen auch Versuche von Saussure [4]), nach welchen an schattigem Standort Erbsen schon in einer 8 Proc. Kohlensäure enthaltenden Luft kümmerlicher gedeihen, dagegen scheinen dieselben bei gleichem Kohlensäuregehalt in der Sonne besser fortzukommen, als in gewöhnlicher Luft. Auch Percival hat, nach einem Citate bei Saussure, begünstigte Entwicklung von Mentha in einer mit Kohlensäure bereicherten Luft gefunden. Alle diese Versuche, auch ein von de Vries [5]) mit Rüben angestellter, in welchem der Kohlensäuregehalt der Luft offenbar recht variabel war, sind indess unzureichend, um zu entscheiden, ob bei

---

1) Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 343.

2) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 272.

3) Elements of Agricultural Chemistry 1821, 3. Aufl., p. 205.

4) Recherches chimiqu. 1804, p. 29. — Auf eine andere kurze Mittheilung von Dumas (Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 412) ist kaum Gewicht zu legen.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 417.

nur geringer Bereicherung der atmosphärischen Luft an Kohlensäure für Produktion und Wachsthum einer Pflanze auf die Dauer wirklich Vortheile entspringen, wie das allerdings wahrscheinlich sein dürfte, wenn der Kohlensäuregehalt etwa von 0,04 Proc. auf 0,2 Proc. gesteigert wird. In diesem Falle würde der in älteren Erdperioden voraussichtlich etwas höhere Kohlensäuregehalt der Luft ein das Wachsthum begünstigender Faktor gewesen sein, wie das bereits von Liebig[1]) hervorgehoben wurde.

Temperatur. Durchgehends scheinen die Pflanzen noch bei relativ niedriger Temperatur Kohlensäure zu zersetzen. Boussingault[2]) fand, indem er das Rauchen und Leuchten von Phosphor als Index nahm, merkliche Kohlensäurezersetzung durch Lärchennadeln noch zwischen 0,5—2,5° C., durch Wiesengräser bei 1,5—3,5° C. und Heinrich[3]) beobachtete bei Hottonia bei 4,5° C., vielleicht auch noch bei 2,5° C. Gasblasenabscheidung. Jedenfalls ist also bei etwas niederer Temperatur die Kohlensäurezersetzung noch nicht ganz erloschen, und das, wenn auch langsame Wachsen von manchen grünen Pflanzen bei 0° oder wenig darüber liegenden Temperaturgraden lässt sicher vermuthen, dass bei dieser geringen Wärme in denselben Kohlenstoffassimilation vor sich ging, die übrigens bei anderen Pflanzen noch in Temperaturen merklich thätig zu sein scheint, bei welchen das Wachsen zum Stillstand gebracht wurde. Auch die freilich langsame Stärkebildung in Chlorophyllkörnern zeigt die noch bei niederen Temperaturgraden fortschreitende Assimilationsthätigkeit an[4]).

Nach der Zahl ausgeschiedener Gasblasen zu schliessen, würde das Optimum der Sauerstoffproduktion für Hottonia bei ungefähr 31° C. liegen. Bei dieser Temperatur wurden in den Versuchen Heinrich's (l. c.) 547—580 Blasen ausgeschieden von einer Pflanze, welche bei 10,6—11,2° C. = 145—160, bei 50° C. = 110—200, bei 56° C. keine Blasen ausgab, indess nach dem Abkühlen wieder mit Ausscheidung begann. Auf ein bei ungefähr 30° C. liegendes Optimum deuten die Versuche Böhm's[5]) mit Wallnussblättern hin. Nach dem Erlöschen der freilich in unserer Frage nicht ganz entscheidenden Gasblasenabscheidung hört, nach Schützenberger und Quinquand[6]), die Assimilation in Elodea canadensis bei 45—50° C. auf, während Athmung bei dieser die Pflanze nicht tödtenden Temperatur noch sehr energisch stattfand. — Der Versuch Fauncopret's[7]), die Beziehung zwischen Assimilation und Temperatur durch eine einfache Gleichung auszudrücken, entbehrt der empirischen Grundlagen und kann deshalb mit Stillschweigen übergangen werden. Die Angaben von Prjanischnikow kenne ich nur aus dem Referate im Botanischen Jahresbericht (1876, p. 897). Nach diesem soll bei Besonnung zwischen 9½—39° C. nur ein geringer Einfluss der Temperatur bemerklich sein, bei zerstreutem Lichte aber die Assimilation schon zwischen 16—25° C. abnehmen. In wie weit diese Resultate den veränderten Relationen zwischen Athmung und Kohlensäurezersetzung oder anderen Ursachen entspringen, kann ich nach dieser Mittheilung nicht beurtheilen.

Bedeutung des Lichtes.

§ 42. So lange als die Kohlensäurezersetzung ist auch deren Abhängigkeit vom Lichte bekannt. Vermuthlich wird auch das schwächste Licht immer noch die Kohlenstoffassimilation in der Pflanze vermitteln, welche ja keineswegs stille steht, wenn Pflanzen bei ungenügender Beleuchtung Kohlensäure abgeben, weil durch die im Dunklen fortdauernde Athmung mehr von diesem Gase producirt, als durch Assimilation verarbeitet wird. Im vorigen Paragraphen ist schon mitgetheilt, dass ein solches Verhältniss mit abnehmender Helligkeit in

---

1) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. s. w. 1843, 5. Aufl. p. 26.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 10, p. 336.
3) Versuchsstat. 1871, Bd. 13, p. 136.
4) Vgl. G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 524.
5) Ueber die Respiration von Landpflanzen 1873, p. 14. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 67, Abth. I.
6) Compt. rendus 1873, Bd. 77, p. 272. 7) Ebenda 1864, Bd. 58, p. 334.

einigen Pflanzen früher, als in anderen erreicht wird. Thatsächlich bringt übrigens in manchen Pflanzen schon die schwache Beleuchtung der Abenddämmerung eine zur Ausgabe von Sauerstoff genügende Assimilation hervor, wie Boussingault (l. c. p. 335) durch das Leuchten von Phosphor constatirte. Augenscheinlich reicht aber oft eine schwache Beleuchtung aus, um Ergrünen zu bewirken, welches eine Ausgabe von Sauerstoff nicht zu verursachen vermag. Uebrigens kann es auch nicht Wunder nehmen, dass ein lebhafter assimilirendes Blatt doch unter Umständen Kohlensäure an die Umgebung abgibt, wie das in entsprechenden Versuchen Garreau's[1]) die Trübung von Barytwasser anzeigte, das neben dem Blatte unter einer Glocke sich befand. Denn die Kohlensäure wird ja nicht sogleich mit Entstehung gebunden, und ferner athmen alle, auch die kein oder wenig Chlorophyll führenden Zellen.

Mit steigender Helligkeit nimmt die Kohlensäurezersetzung zu, doch gibt es gewiss ein, wenn vielleicht auch erst bei starker Beleuchtung erreichtes Optimum, da nach Pringsheim[2]) concentrirtes Sonnenlicht, und zwar nicht durch Erwärmung, den Tod von Zellen herbeiführt. Schon vor der Tödtung wird durch concentrirtes Sonnenlicht der Chlorophyllfarbstoff zerstört, während die Körner der Form nach erhalten bleiben, ihre grüne Färbung aber nicht wieder gewinnen. Es würde also für den Fall, dass diese entfärbten Chlorophyllkörper die assimilatorische Eigenschaft verlieren, was bis dahin nicht untersucht ist, eine excessiv gesteigerte Lichtwirkung dauernd die Assimilationsfähigkeit eines Blattes herabsetzen.

Innerhalb der gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnisse, soweit solche ausgiebige Assimilation verursachen, scheint ein annähernd proportionales Verhältniss zwischen Beleuchtung und Sauerstoffproduktion zu bestehen. So fand Wolkoff[3]), als er in einem dunklen Glaskasten, der nur von einer Seite durch eine matte Glasscheibe Licht erhielt, die Versuchspflanze in verschiedener Entfernung von der Lichtquelle aufstellte, eine der Lichtintensität nahezu proportionale Zahl von Gasblasen ausgeschieden. Ein gleiches Resultat erhielt van Tieghem[4]), welcher die in verschiedener Entfernung von einer künstlichen Lichtquelle ausgeschiedene Zahl von Gasblasen feststellte. Dagegen geben nach keiner Seite ein bestimmtes Resultat die von N. J. C. Müller in kohlensäurehaltiger Luft angestellten Versuche, in denen die Apparate in verschiedener Entfernung in einem durch eine Linse divergent gemachten Strahlenbündel sich befanden. Wolkoff's Experimente lassen indess unentschieden, ob Proportionalität auch dann noch gilt, wenn sowohl direktes Sonnenlicht, als auch schwache Beleuchtung in Betracht gezogen werden. In der That scheint in intensivem Sonnenlicht, nach einigen Beobachtungen, die Zahl der ausgeschiedenen Gasblasen etwas geringer sein zu können, als in etwas gedämpfter Beleuchtung. Uebrigens würde, die Athmungsgrösse als Constante vorausgesetzt, die empirisch gefundene Sauerstoffmenge nicht einfach, wie die Lichtstärke, zu- und abnehmen dürfen, falls zwischen letzterer und der Energie der Kohlensäure-

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, Bd. 16, p. 280.

2) Unters. über das Chlorophyll, III. Abth. 1879, p. 6. Separatabz. aus Monatsb. d. Berlin. Akad.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 1. 4) Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 482.

zersetzung eine vollkommene Proportionalität bestehen sollte. Jedenfalls müssen schon Athmung und der Umstand, dass bei ausgiebiger Assimilation, wenigstens in gewöhnlicher Luft, nicht soviel Kohlensäure zugeführt wird, als faktisch zersetzt werden könnte, auf das Verhältniss zwischen thatsächlich producirtem Sauerstoff und Helligkeit einen Einfluss haben [1].

Aus der Zunahme organischer Substanz ergibt sich ohne weiteres, dass in grünen Pflanzen viel weniger Kohlensäure zersetzt, als durch Athmung gebildet wird. In von Sachs [2]) angestellten Versuchen reichte schon eine 7stündige Morgenbeleuchtung an einem Westfenster aus, damit eine Keimpflanze von Tropaeolum majus zwischen 10. April und 29. Juli 4,8 gr Trockensubstanz gewann, also mehr organische Substanz producirte, als in der relativ langen Verdunkelungszeit consumirt wurde, freilich doch nicht genügend, um sich so gut wie eine besser beleuchtete Pflanze zu entwickeln und um Blüthen auszubilden. Weiter sei hier noch mitgetheilt, dass in einem Versuche von Boussingault [3]) ein Oleanderblatt in einer freilich ziemlich kohlensäurereichen Atmosphäre bei heller Beleuchtung 16mal soviel Kohlensäure verarbeitete, als es bei gleich langer Verdunkelung bildete.

Nach den Erfahrungen an nicht grünen Pflanzen wird im Licht, wenn überhaupt, jedenfalls nicht viel mehr Kohlensäure, als im Dunkeln abgegeben (§ 73), doch mag die Produktion dieses Gases in concreten Fällen wohl durch Beleuchtung zunehmen (§ 39). Pringsheim [4]) hat allerdings in jüngster Zeit die Annahme vertreten, dass durch Licht die Sauerstoffathmung allgemein erheblich gesteigert werde, und in grünen Pflanzen nur deshalb Produktion von Sauerstoff zu Wege komme, weil der Chlorophyllfarbstoff als schützende Decke die zu ausgiebige Kohlensäurebildung durch Athmung verhindere. Diese Schlussfolgerungen stützen sich aber auf die durch sehr concentrirtes Sonnenlicht erzielten Erfolge, welche Pringsheim selbst als pathologisch ansieht, und nach welchen demgemäss nicht die normalen Funktionen, so wenig in diesem wie in einem anderen Falle, ohne weiteres beurtheilt werden können. An sich sind allerdings diese Beobachtungen interessant genug, durch welche festgestellt wurde, dass bei starker Concentration alle Lichtstrahlen, und zwar nicht durch Erwärmung, auf das Protoplasma ähnlich wie extreme Temperaturgrade wirken und wie diese den Tod herbeiführen können, dass ferner, wie schon erwähnt wurde, der Chlorophyllfarbstoff und darauf das Hypochlorin durch solche intensive Lichtwirkung zerstört werden, und ebenso in dem nicht grünen Protoplasma gewisse Körnchen verschwinden.

Die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes, sowie das Verschwinden des Hypochlorins und gewisser Körnchen im übrigen Protoplasma, geht nur bei Gegenwart von Sauerstoff vor sich, und eben hieraus folgert Pringsheim die Steigerung der Athmung durch Licht. Zugegeben, dass unter diesen Umständen thatsächlich die Kohlensäureproduktion vermehrt wird (es ist das wahrschein-

---

1) Eine dem Fechner'schen Gesetz entsprechende Relation, auf welche Vierordt (Die Anwendung d. Spektralapparates 1873, p. 85) vermuthungsweise hinweist, ist kaum zu erwarten.

2) Experimentalphysiologie 1865, p. 21. 3) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 328.

4) Ueber Lichtwirkung u. Chlorophyllfunktion in d. Pflanze 1879, Separatabz. aus Monatsb. d. Berliner Akad.

lich, doch fehlen bestimmte Beweise, denn Stoffmetamorphosen mit Consum von Sauerstoff sind auch ohne Kohlensäurebildung denkbar), so liegt hier gewiss eine unter normalen Verhältnissen nicht eintretende Lichtwirkung vor, da durch jene excessive Beleuchtung der Chlorophyllfarbstoff unwiederbringlich zerstört wird, während die Chlorophyllkörner der Form nach sich in der ferner normal cultivirten Pflanze erhalten. So wie wir aber empirisch bekannte Fähigkeiten der Diastase, gewisse Umsetzungen innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen zu vermitteln, nicht deshalb bestreiten können, weil bei gewisser Steigerung der Temperatur das Ferment seine Eigenschaften unwiederbringlich einbüsst, so wenig dürfen wir auch die innerhalb bestimmter Lichtwirkung sich vollziehende Funktion des Chlorophyllapparates aus den Erfolgen schliessen, welche das zur Funktion nöthige Agens bei extremer Steigerung erzielt. Sogleich mit der Einwirkung des concentrirten Lichtes ist aber, wie sich aus Pringsheim's Beobachtungen entnehmen lässt, die Assimilationsthätigkeit überhaupt sistirt, denn sonst würden kohlensäurehaltige, aber sauerstofffreie Gasgemenge, eben der Sauerstoffbildung halber, die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes nicht verhindern.

Müssen wir aber die Berechtigung, nach extremen Lichtwirkungen die normalen Verhältnisse zu beurtheilen, zurückweisen, so fallen auch damit alle die Argumente, durch welche Pringsheim seine oben ausgesprochene Anschauung zu stützen sucht. Andere maassgebende Gründe finde ich in den veröffentlichten Abhandlungen nicht, und vermag ich auch nicht anderweitig bekannten Thatsachen zu entnehmen. Um mit der empirischen Erfahrung in Einklang zu stehen, müsste nach Pringsheim's Auffassung — was dieser freilich nicht ganz direkt ausgesprochen hat — die Fähigkeit der Kohlenstoffassimilation auch dem nicht grünen Protoplasma zukommen. Denn auch in diesem werden Körnchen nach unserem Autor durch Licht zerstört, und wird Athmung deshalb vermehrt, so dass, um eine ungefähr gleiche Ausgabe von Kohlensäure am Licht zu erhalten, ein antagonistischer Prozess nöthig wäre, also Athmung und Assimilation in ungefähr proportionalem Verhältniss gesteigert werden müssten.

Sehen wir von diesen und anderen Complicationen, zu welchen Pringsheim's Theorie unvermeidlich führen müsste, an dieser Stelle ab, so ist doch aus den Erfahrungen im concentrirten Licht auch nicht der Schluss zu ziehen, dass das Chlorophyll die Steigerung der Athmung verhindert. Denn das Chlorophyll wird nach Pringsheim ebenfalls verbrannt, Kohlensäurebildung also hiermit gleichfalls gesteigert, und es ist zunächst kein Grund anzugeben, warum diese Steigerung bei der Verbrennung dieses am leichtesten oxydablen Körpers geringer ausfallen soll, als bei Verbrennung des Hypochlorins oder eines anderen Stoffes. Der relative Schutz, welchen das Chlorophyll anderen Körpern gewährt, der Umstand, dass erst nach Abnehmen und Verschwinden dieses das Hypochlorin und andere Stoffe zerstört werden, dokumentirt eben das Chlorophyll als den bei zerstörender Lichtwirkung leichtest oxydablen Körper, präcisirt aber dessen Rolle in dem normal funktionirenden Chlorophyllapparat in keiner Weise. So kann natürlich auch nicht die erfahrungsgemäss geringere Sauerstoffproduktion im blauen Lichte mit dem in diesem Spektralbezirke ausgiebigsten Chlorophyllschutz erklärt werden, um so weniger, als die Oxydation des Chlorophylls selbst in diesen Strahlen am stärksten stattfindet. Uebrigens

dürfte es der richtigen Combination von Experimenten wohl zweifellos gelingen, zu entscheiden, ob in grünen Pflanzentheilen neben dem Prozess der Kohlenstoffassimilation die Athmung durch Licht eine Steigerung erfährt.

Wirkung farbigen Lichtes.

§ 43. Durch alle für unser Auge wahrnehmbaren Strahlen wird Kohlensäurezersetzung in der Pflanze vermittelt, während in den Strahlen von geringerer Brechbarkeit als Roth, den sogen. dunklen Wärmestrahlen, ebensoviel Kohlensäure als im Finstern entsteht, und auch den ultravioletten Strahlen

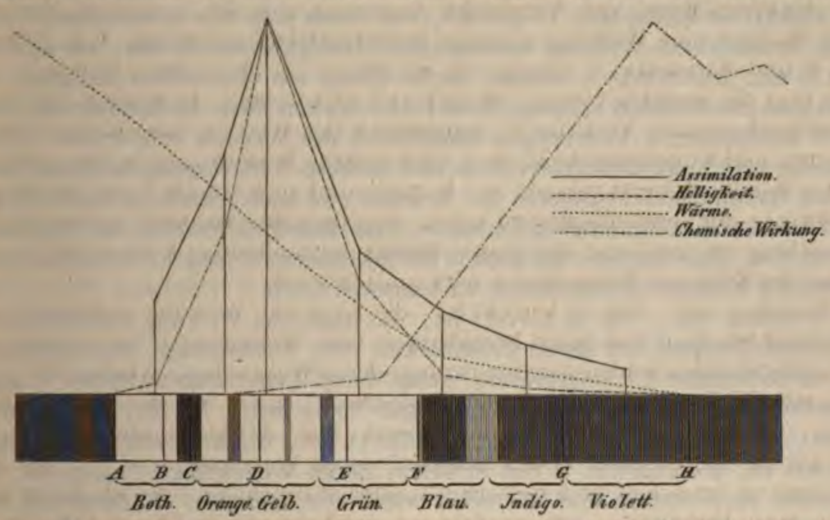


Fig. 29. Die bezüglichen Curven sind über dem Absorptionsspektrum einer alkoholischen Chlorophylllösung construirt. Das Absorptionsspektrum ist nach Pringsheim (Monatsb. d. Berl. Akad. Octob. 1874) dargestellt. Die Helligkeitscurve ist Untersuchungen Vierordt's (Spektralapparat 1871, p. 49) entnommen. Die Curve für Kohlensäurezersetzung basirt auf meinen Untersuchungen, welche folgende relative Gasblasenzahlen ergaben: Roth 25,4, Orange 63,0, Gelb 100, Grün 37,2, Blau 22,1, Indigo 13,5, Violett 7,1.

scheint keine Zersetzungskraft zuzukommen. Diese ist auch gering in der blauen Hälfte des Spektrums und erreicht ihren höchsten Werth in der gelben Zone, wie die graphische Darstellung in Fig. 29 zeigt, deren Ordinaten die Werthe anzeigen, welche ich mit Elodea canadensis mittelst der Methode des Gasblasenzählens im prismatischen Spektrum erhielt[1]). In dieser Figur ist auch dargestellt, mit welcher Helligkeit unserem Auge die verschiedenen Spektralbezirke erscheinen, und nach den von J. Müller mit Steinsalzprisma gewonnenen Resultaten die Wärmewirkung im prismatischen Spektrum angegeben, welche ihr Maximum erst in den in der Figur nicht mehr eingetragenen ultrarothen Strahlen erreicht. Diese Darstellung zeigt sogleich, wie das auch nach der Unwirksamkeit einer Erwärmung im Dunklen nicht anders zu erwarten ist, dass der Assimilationswerth eines Spektralbezirkes nicht von dessen Wärmewirkung abhängt. Ebenso ergibt sich für die chemische Wirkung auf Chlorsilber, sowie auf ein Gemenge aus Wasserstoff und Chlorgas eine ganz anders verlaufende

1) Bot. Ztg. 1872, p. 425.

Curve (vgl. Fig. 29), welche mit Unrecht als allgemeiner Ausdruck für die chemische Wirkung der Strahlen ungleicher Wellenlänge angesehen und chemische Curve genannt wurde. Denn wenn auch thatsächlich vom Licht abhängige chemische Prozesse vielfach durch blaue und ultraviolette Strahlen angeregt werden, so gilt dieses doch, wie Erfahrungen jüngerer Zeit lehrten, nicht allgemein [1]), und ausserdem ist die in der lebenden Pflanze sich abspielende Kohlensäurezersetzung gleichfalls ein chemischer Prozess.

Stellen wir die an sich ziemlich ähnlichen Curven für Kohlensäurezersetzung in der Pflanze und für die durch unser Auge vermittelte Lichtempfindung nebeneinander, so wählen wir natürlich nur eine subjektive Sinnesempfindung, kein objektives Maass, zum Vergleiche, und wenn man den verschieden brechbaren Strahlen eine Wirkung vermöge ihrer Helligkeit zuschreibt, wie es Prillieux [2]) und Baranetzky [3]) thaten, so ist dieses ein ebensolcher Irrthum, als wenn man die Strahlen vermöge ihrer Farbe wirken lässt. Es handelt sich hier um so fundamentale Verirrungen hinsichtlich des Werthes subjektiver Wahrnehmung und Empfindlichkeit, dass eine weitere Widerlegung in einem botanischen Handbuch nicht geboten ist. Bequem und auch erlaubt ist es allerdings, zum Zwecke der Verständigung zu sagen, dass dieselben Strahlen, welche durch Vermittlung unseres Auges die grösste Helligkeitsempfindung hervorrufen, auch die bei der Kohlenstoffassimilation wirksamsten seien.

Beziehen wir, wie es korrekt ist, die ungleiche Wirkung qualitativ verschiedener Strahlen auf deren Brechbarkeit oder Wellenlänge, so veranlassen nur solche Strahlen Kohlensäurezersetzung, deren Wellenlänge zwischen $^{39}/_{100\,000}$ (äusserstes Violett) und $^{76}/_{100\,000}$ (äusserstes Roth) liegt. Mit der Wellenlänge nimmt, mit Bezug auf das prismatische Spektrum, die Kohlensäurezersetzung zunächst zu, um ungefähr in den Strahlen, deren Wellenlänge $^{58}/_{100\,000}$ ist, ihr Maximum zu erreichen und weiterhin wieder abzunehmen. Es ist dieses also ein analoges Verhältniss, wie es viele von der Temperatur abhängige Funktionen zeigen, welche nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen von statten gehen, und bei einer zwischen diesen Grenzen liegenden Temperatur, dem Optimum, am ausgiebigsten verlaufen. Uebrigens besteht nicht für alle von Beleuchtung beeinflussten Funktionen dieselbe spezifische Beeinflussung durch Strahlen ungleicher Wellenlänge, denn z. B. im Heliotropismus, im Wachsen und in manchen anderen mechanischen Leistungen der Pflanze sind gerade die blauen und ultravioletten Strahlen die wirksamsten, während die Strahlen der minder brechbaren Hälfte des Spektrums nur geringen oder gar keinen Effekt erzielen.

Obgleich die Methode des Gasblasenzählens für die weniger wirksamen Strahlen relativ zu hohe Werthe liefert, so ist sie doch die beste, um zu bestimmen, welche Strahlen die wirksamsten sind, und welchen Verlauf im Allgemeinen die Curve für Kohlensäurezersetzung hat. Die im prismatischen Spektrum

---

1) Draper, Jahresb. d. Chemie 1872, p. 129; Schulz-Sellak, Bericht d. chem. Gesellschaft 1873, p. 44; Chastaining, Annal. d. chim. et d. phys. 1877, V sér., Bd. 11, p. 145.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1869, VI sér., Bd. 10, p. 305.

3) Bot. Ztg. 1871, p. 193. — Das Irrige dieser Auffassungen wurde dargethan von mir in Bot. Ztg. 1871, p. 319 und von Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 276.

gewonnenen Zahlen können unmittelbar verglichen werden mit anderen, gleichfalls im prismatischen Spektrum gewonnenen Werthen, also mit den Curven für Wärme, Helligkeit, chemische Wirkung und dem Spektrum des Chlorophylls. Die relative Wirkung, welche im gemischten Licht den Strahlen verschiedener Brechbarkeit zukommt, wird dagegen durch die so gewonnenen Werthe nicht richtig angezeigt, weil die Dispersion für die stärker brechbaren Strahlen ansehnlicher ist, das Licht also so zu sagen in dem blauen Spektralbezirke mehr verdünnt wird, als in den minder brechbaren Strahlen.

Deshalb sind die empirisch gefundenen Werthe gegenüber dem Tageslicht, resp. dem objektivem Spektrum, für die blauen Strahlen relativ zu gering, doch wird durch entsprechende Correctionen im wesentlichen Verlaufe der Assimilationscurve nur in quantitativer Hinsicht eine Aenderung eintreten, wenn die Assimilationswerthe auf das objektive Spektrum bezogen werden. Unter alleiniger Berücksichtigung der Dispersion auf das objektive Spektrum umgerechnet, würden sich statt der zur Construction obiger Curve verwandten Werthe ungefähr folgende relative Gasblasenwerthe ergeben: Roth 33, Orange 50, Gelb 100, Grün 53, Blau-Violett (statt 42,7) 66.[1] Natürlich werden aber auch andere, im prismatischen Spektrum gemessene Werthe in entsprechender Weise modificirt, und bezogen auf das objektive Spektrum würde z. B. nach Draper, sowie nach Lundquist[2]) das Wärmemaximum nahezu in den gelben Spektralbezirk fallen.

Der starken Dispersion der ultravioletten Strahlen halber und weil ohnedies bei schwacher Sauerstoffproduktion Gasblasen nicht ausgeschieden werden, muss es, trotz der negativen Befunde, dahin gestellt bleiben, ob den ultravioletten Strahlen die Fähigkeit, Kohlenstoffassimilation anzuregen, ganz und gar abgeht. Dagegen leisten auch die dem sichtbaren Roth benachbarten dunklen Wärmestrahlen nichts, da in den von mir in kohlensäurehaltiger Luft angestellten Versuchen hinter einer Lösung von Jod und Schwefelkohlenstoff, welche auch jene Strahlen hindurchliess, ebensoviel Kohlensäure gebildet wurde, wie im Dunklen.

Jedem Strahle bestimmter Brechbarkeit kommt hinsichtlich der Kohlensäurezersetzung eine spezifische Energie zu, welche dieselbe ist, wenn eine Strahlenqualität isolirt oder mit anderen Strahlen vereinigt im gemischten Licht zur Wirkung kommt[3]). Es ist dieses schon darnach zu vermuthen, dass in einem isolirten Spektralbezirke ausgiebig Sauerstoff producirt wird. Eine Bestätigung lieferten die unten mitgetheilten, mit Hülfe farbiger Medien angestellten Versuche, welche ergaben, dass die Summe der in isolirt zur Anwendung gekommenen Spektralbezirken zersetzten Kohlensäuremengen gleich war der Wirkung, welche in gemischtem Lichte erzielt wurde. Bedarf es hiernach bei der Kohlensäurezersetzung nicht des Zusammenwirkens von Strahlen verschiedener Brechbarkeit, so ist damit doch nicht gesagt, dass ein solches Zusammenwirken für

---

1) Vgl. Wolkoff, Botan. Jahresbericht 1877, p. 785.

2) Annal. d. Chemie u. Physik 1875, Bd. 155, p. 146.

3) Hiernach ist auch der von einigen Forschern ausgesprochene Irrthum zu berichtigen, eine aus dem Tageslicht isolirte Strahlengruppe leiste der geringen Intensität halber zu wenig. Natürlich nimmt aber mit steigender Intensität einer Strahlengruppe deren assimilatorische Wirkung zu.

die Gesammtentwicklung der Pflanze unnöthig oder bedeutungslos wäre. Einzelne Funktionen verlaufen ja auch ohne Sauerstoff in einem Organismus, welcher dieses Gas durchaus nicht entbehren kann, und nicht gerade in allen Funktionen ist jeder einzelne der anorganischen Nährstoffe nothwendig, welche die Pflanze zu ihrem normalen Fortkommen durchaus bedarf.

Wie durch das Tageslicht, wird auch durch künstliches Licht, natürlich aber nach Maassgabe der in demselben vereinigten Strahlen, Kohlensäurezersetzung bewirkt. In der That ist diese schon durch Lampenlicht oder Gaslicht, sofern nur genügende Intensität erreicht wird, in merklicher Weise hervorzurufen, und ebenso ist Sauerstoffproduktion in erheblichem Grade durch Magnesiumlicht, Kalklicht und elektrisches Licht zu erzielen[1]). Die Intensität des Mondlichtes, welche höchstens bis $^1/_{300\,000}$ des Sonnenlichtes ausmacht, ist zu gering, um merkliche Sauerstoffproduktion zu erzeugen. Wie in diesen Lichtquellen die Strahlengattungen im Allgemeinen in einem anderen Verhältniss vereinigt sind, als im Tageslicht, empfangen auch die bekanntlich noch tief unter dem Wasserspiegel in Seen und im Meere vorkommenden Pflanzen ein anders zusammengesetztes Licht, da die minder brechbaren Strahlen ansehnlicher, als die stärker brechbaren Strahlen, im Wasser absorbirt werden[2]). Man kann sich auch leicht überzeugen, dass beliebig polarisirtes Licht Gasblasenausscheidung bewirkt.

Die Untersuchungen von Daubeny (1836), Draper (1844), Cloez und Gratiolet (1851) und Sachs (1864) constatirten übereinstimmend die verhältnissmässig geringe assimilatorische Wirkung der blauen Hälfte des Spektrums und besonders aus Draper's Resultaten geht hervor, dass die Assimilationscurve und Helligkeitscurve einen ähnlichen Verlauf haben. Bis auf Draper, welcher auch das prismatische Spektrum benutzte, wandten die genannten Autoren farbige Medien an. Näheres ist in meiner Arbeit zu finden[3]), in welcher auch gezeigt ist, dass Timirjaseff's Annahme (1869), die Kohlensäurezersetzung sei wahrscheinlich der Wärmevertheilung im Spektrum entsprechend, aus den Versuchen dieses Forschers nicht gefolgert werden kann. Ich selbst arbeitete mit einem dem in Fig. 27 (p. 188) abgebildeten ähnlichen Apparate, indem über den das Pflanzenblatt enthaltenden Theil der Messröhre eine mit farbiger Flüssigkeit gefüllte doppelwandige Glocke gestülpt wurde[4]). Indem zugleich eine der Glocken mit Wasser gefüllt war, wurde jedesmal der Assimilationswerth für farbiges Licht im Vergleich zu gemischtem Licht ermittelt. Die meisten Versuche wurden mit Blättern von Prunus laurocerasus angestellt und die Gasanalyse nach Entfernung des Blattes ausgeführt. Bei Versuchen mit Kupferoxydammoniak und Kalibichromatlösung, welche letztere die minder brechbare Hälfte mit dem grösseren Theil des Grün hindurchliess, während durch die blaue Lösung die übrige Hälfte des sichtbaren Spektrums passirte, wurde als Zersetzungswerth, den des gemischten Lichtes = 100 gesetzt, für die gelbe Lösung erhalten 88,6 und für die blaue 7,6 Proc., also in Summa 96,2. Hierbei ist aber keine Rechnung der durch Athmung producirten Kohlensäure getragen, welche mit Bezug auf

1) Experimente u. a. bei Prillieux, Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 408; Heinrich, Versuchsstat 1870, Bd. 13, p. 153; Pfeffer, Period. Bewegungen der Blattorgane 1875, p. 33. Die negativen Resultate älterer Forscher (vgl. Sachs, Experimentalphysiologie p. 23) haben keine Bedeutung.

2) Vgl. hierüber Forel, Naturforscher 1876, p. 421; Moret, Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 579; Kny, Sitzungsb. d. Gesell. naturf. Freunde in Berlin 16. Oct. 1877.

3) Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 1.

4) Doppelwandige Glocken wurden zuerst von Senebier (Physikal.-chemisch. Abhandlg. 1783, Bd. I, p. 7), später von Becquerel (La lumière 1868, Bd. 2, p. 278, ebenso von Sachs angewandt. — Farbige Flammen haben bis jetzt keine praktische Anwendung für unsern Zweck gefunden.

den Assimilationswerth im gemischten Licht eine negative Valenz von 13,2 Proc., nach einer Anzahl Versuche mit Blättern von Prunus laurocerasus, beträgt. Um diesen Werth muss also in jedem einzelnen Versuche der direkt gefundene procentische Zersetzungswerth erhöht werden, und dann würde der Assimilationswerth für Kalibichromat = 89,9, für Kupferoxydammoniak = 18,4, also Summa = 108,3. In einem wie im andern Falle ist die Uebereinstimmung befriedigend, um zu zeigen, dass die Summe der Wirkungen dieselbe ist, wenn die betreffenden Strahlengruppen vereint oder isolirt zur Anwendung kommen. Zu gleichem Resultate führten auch andere Versuche hinter farbigen Flüssigkeiten, in welchen sich folgende Zersetzungswerthe ergaben, wenn in a die direkt gefundene Kohlensäurezersetzung zu Grunde gelegt und in b die durch Athmung gebildete Kohlensäure wie oben in Rechnung gezogen wird.

	a	b
Roth + Orange . .	32,1	40,0
Gelb	46,1	40,7
Grün	15,0	13,3
Blau + Indigo + Violet	7,6	18,4
	100,8	112,4

Bei Verwendung farbiger Medien entspringt immer durch partielle Absorption der passirenden, resp. unvollkommene Absorption der zurückzuhaltenden Strahlen ein Fehler, welcher auch nur theilweise durch Bestimmung der Lichtschwächung, wofür seit jüngerer Zeit Methoden zur Verfügung stehen[1], zu eliminiren sein würde. Ferner muss bei gasometrischen Methoden mit verschiedenen Blättern operirt werden, welche bei sorgfältigster Auswahl, ja sogar bei Verwendung von Stücken desselben Blattes, erhebliche individuelle Differenzen hinsichtlich der Assimilationsthätigkeit ergeben; dieses fällt aber beim Zählen der Gasblasen hinweg, indem dasselbe Objekt vergleichend benutzt werden kann. Beim Operiren im prismatischen Spektrum kommt hinzu, dass bei geringer Menge zersetzter Kohlensäure relativ erhebliche analytische Fehler entstehen, während die Gasblasen in sehr lichtstarkem Spektrum mit genügender Genauigkeit gezählt werden können. Wie ich im Näheren in den Versuchen mit Elodea verfuhr, aus welchen die oben mitgetheilten Werthe gewonnen wurden, ist in der citirten Abhandlung nachzusehen. Mit Hülfe des durch Linsen concentrirten Sonnenlichts wurde bei einer Spaltweite von 2—3 mm ein Spektrum (Flintglasprisma) von 230 mm Länge erhalten, in welchem in $1/4$ Minute im Gelb bis zu 28 Gasblasen kamen, wenn diese auf eine geringe Grösse regulirt wurden. So waren dann schon innerhalb kurzer Zeit verschiedene Spektralbezirke auf ihren Zersetzungswerth zu prüfen und durch Rückbringen des Objektes auf die Ausgangsstellung konnte die Constanz der Verhältnisse während der Versuchsdauer festgestellt werden.

In den oben mitgetheilten Mittelwerthen ist allerdings der durch Athmung entspringende Fehler nicht beachtet, doch ist einleuchtend, dass hierdurch, sowie durch die in § 40 erwähnten Fehlerquellen, das Wesen der Sache nicht beeinträchtigt wird. Da bei solchen vergleichenden Blasenzahlen das Objekt immer dieselbe Stellung gegen die Achse der einfallenden Strahlen behielt, so entsprang auch aus der Verwendung einer quirlblättrigen Pflanze kein wesentlicher Fehler, und die kurze Dauer der Experimente schloss aus, dass etwa durch Lagenänderung der Chlorophyllkörner der Assimilationswerth modificirt wurde. Unter gebührender Berücksichtigung der Abweichungen, welche durch Versuchsbedingungen und verschiedene Umstände geboten sind, ergeben die von mir durch Gasblasenzählen im Spektrum und durch Kohlensäurezersetzung hinter farbigen Medien gewonnenen Zahlen ein dem Wesen der Sache nach ähnliches Resultat. Das secundäre Maximum, welches die Columne b (s. oben) für Blau + Indigo + Violet angezeigt, würde verschwinden, wenn auf jede einzelne dieser Strahlengruppen die zugehörige Ordinate eingestellt würde, ebenso ist zu beachten, dass in Roth + Orange eine weit grössere Summe von Strahlen zur Wirkung kam, als im Gelb. Der ansehnlicheren Wirkung der minder brechbaren Strahlen entsprechend, wird auch hinter einer Lösung von Kalibichromat schnell, hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak nur langsam oder gar nicht Stärke in dem Chlorophyllapparat gebildet[2].

---

1) Vierordt, Die Anwendung des Spektralapparates 1873, vgl. p. 88 u. 99.

2) Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 43; G. Kraus, ebenda 1869—70, Bd. 7, p. 518; Prillieux, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 46.

Gibt es secundäre Maxima? Nur theoretische Erwägungen führten Lommel[1]) zu der Annahme, dass bei der Kohlensäurezersetzung diejenigen Strahlen am wirksamsten sein müssten, welche am stärksten absorbirt werden und zugleich eine hohe mechanische Intensität (Wärmewirkung) besitzen. Diese Annahme, nach welcher das Maximum der Kohlensäurezersetzung mit dem Absorptionsstreifen des Chlorophylls zwischen B und C zusammenfallen müsste (vgl. Fig. 29), suchte gleich darauf N. J. C. Müller[2]) durch Versuche zu stützen. Diese sind indess unzureichend und dürfen hier übergangen werden, da weiterhin Müller[3]) neue Belege beizubringen bestrebt war, die, unter Anwendung eines lichtstärkeren Spektrums, gleichfalls durch Bestimmung der in kohlensäurehaltiger Luft in Blättern zersetzten Kohlensäure gewonnen wurden. Während Müller in den erhaltenen Resultaten eine Bestätigung seiner Ansicht findet, lehren dieselben vielmehr, dass die ausgiebigste Kohlensäurezersetzung in den gelben Strahlen stattfand. Zum Belege stelle ich nachstehend sämmtliche Experimente dieses Forschers zusammen, in welchen vergleichungsweise die Zersetzungskraft der gelben Strahlen und der angeblich wirksamsten zwischen B und C geprüft wurde[4]). Die Zahlen geben die producirten Sauerstoffmengen in relativen Werthen an.

			B—C	Gelb
Versuch	Nr.	XX	3,78	4,65
»	»	XXIII	2,68	5,62
»	»	XXIV	5,33	6,81
»	»	XXV	3,68	0,27
»	»	XXVIII	2,82	6,27
»	»	XXX	4,77	5,41
		Summa	23,06	29,03.

Abgesehen von dem offenbar fehlerhaften Versuche XXV ist durchgehends die Kohlensäurezersetzung im Gelb, in welchem kein Absorptionsstreifen liegt, am ausgiebigsten und mit Hinweglassung dieses fehlerhaften Versuches würde sich als Summe für Gelb 28,76, für B—C aber nur 19,38 als relativer Assimilationswerth herausstellen. Fand ich nun auch nach den von Elodea in den betreffenden Spektralbezirken ausgeschiedenen Gasblasen die verhältnissmässige Zersetzungskraft zwischen Gelb und B—C wie 100 : 29,1[5]), so sind einmal verschiedene Gründe für solche Abweichung denkbar, und zudem wird hierdurch an dem Wesen der Sache und daran nichts geändert, dass Müller seine Hypothese durch seine eigenen Versuche widerlegt hat. Das ist auch dann noch der Fall, wenn thatsächlich ein secundäres Maximum zwischen B und C fallen sollte, wie das nach Müller's Versuchen der Fall sein würde, die man jedoch kaum für entscheidend in dieser Frage ansehen wird, weil eine nur beschränkte Zahl von Experimenten da nicht beweisend sein kann, wo die Versuchsobjekte so erhebliche individuelle Abweichungen der Zersetzungskraft zeigen. Mit empirischen Belegen ist für die Lommel-Müller'sche Hypothese nur noch Timirjaseff aufgetreten, nach dessen Resultaten die maximale Leistung der Strahlengruppe B—C zufallen soll, doch ist in dem mir allein zugänglichen Referate[6]) bemerkt, dass sich in der russisch geschriebenen Originalarbeit unerklärliche Widersprüche zwischen Zahlenbelegen und Text finden. In dem zwei Jahre später erschienenen Auszuge der russischen Arbeit[7]) beschreibt Timirjaseff wohl sehr ausführlich die analytischen Methoden und ergeht sich ausgedehnt in allgemeinen Erörterungen, bringt aber keine bestimmten Resultate seiner Untersuchungen und enthält sich schliesslich jeder definitiven Entscheidung (l. c. p. 396).

Auf Grund theoretischer Deduktionen kann aber nicht einmal mit besonderem Recht

---

1) Annal. d. Chemie u. Physik 1871, Bd. 144, p. 581. — Das Bestreben, einen Zusammenhang zwischen Chlorophyllspektrum und Assimilationswerth herzustellen, ist schon älter. So sprach Dumas (Essai de statique chim. d'êtres organisées 1824, p. 24) die blauen und stärker brechbaren, gleichfalls absorbirt werdenden Strahlen als die wirksamen an.

2) Botan. Unters. 1872, Bd. I, p. 3 ff. 3) Ebenda 1876, Bd. I, p. 383.

4) Ueber die relative Extinktion der Lichtstrahlen im Spektrum d. Chlorophylllösung vgl. A. v. Wolkoff, Die Lichtabsorption in den Chlorophylllösungen 1876.

5) Bot. Ztg. 1872, p. 457. 6) Botanischer Jahresbericht 1875, p. 779.

7) Annal. d. Chimie et de Phys. 1877, V sér., Bd. 12, p. 355.

auf eine hervorragende Bedeutung der im Chlorophyll absorbirt werdenden Strahlen geschlossen werden, da die Rolle, welche das Chlorophyll selbst im Assimilationsprozess spielt, noch unbekannt ist. Ausgelöscht werden natürlich die Arbeit leistenden Strahlen, doch wird überhaupt nur ein kleiner Bruchtheil des zugestrahlten Lichtes mit der Stärkebildung in potentielle Energie umgesetzt, und N. J. C. Müller (l. c. p. 339) vermochte keinen Unterschied zu finden, als er mittelst Thermosäule die Wärmewirkung hinter einem todten und lebenden Blatte von Camellia verglich.

Die Assimilationscurve wird übrigens kaum ganz gleichmässig und bei allen Objekten identisch verlaufen, obgleich für Elodea aus meinen Untersuchungen im Spektrum sich ergibt, dass erhebliche secundäre Maxima bei dieser Pflanze nicht bestehen. Denn erhebliche Maxima und Minima würden in der Zahl der Gasblasen sicher zum Ausdruck gekommen sein und werden mit dieser Methode immer weit eher als bei gasometrischen Messungen hervortreten, bei welchen die individuellen Differenzen der Objekte störend eingreifen. Wenn bei einer Spaltweite von 2 bis 3 mm die einzelnen Strahlengruppen nicht ganz separirt wurden, so war das Spektrum in meinen Versuchen doch für diese Zwecke rein genug und so rein wie in Müller's Experimenten, nach welchen, wie schon erwähnt, secundäre Maxima zu bestehen scheinen. Die Methode des Gasblasenzählens birgt übrigens keine Fehler in sich, welche bei korrektem Verfahren die secundären Maxima verdecken könnten, wie das N. J. C. Müller (l. c. p. 380) meint, dessen Einwände zumeist nicht einmal a priori gerechtfertigt sind und durch die in § 19 und 40 gegebene Kritik dieser Methode auch empirisch beseitigt werden. Gewisse, nach Qualität und Quantität verschiedene Abweichungen in der Assimilationscurve müssen indess wohl bestehen, denn wie ein Blatt zwar alle Strahlen, jedoch in ungleichem Grade geschwächt durchlässt, so gelangt ja auch zu den unter grünem Gewebe liegenden Gewebecomplexen ein Licht modificirter Zusammensetzung, und diese Zusammensetzung wird eine andere sein, wenn der Weg durch roth, blau oder anders gefärbte Zelllagen führt. Ebenso ist das von gefärbten Pflanzentheilen reflektirte Licht anders gefärbt als das Tageslicht, und die für jenes Licht gewonnene Assimilationscurve muss, wenn sie über das Spektrum des Tageslichtes construirt wird, unvermeidlich gewisse Abweichungen bieten. Es ist auch einleuchtend, dass ein Minimum sich an Stelle des Absorptionsstreifens B—C finden muss, wenn in einem durch Chlorophylllösung gegangenen Licht, nach prismatischer Zerlegung, die Assimilationswerthe der einzelnen Spektralbezirke bestimmt werden, und dass das Maximum der Kohlensäurezersetzung nach Roth rücken muss, wenn die Chlorophylllösung so gewählt wird, dass wesentlich nur noch rothe Strahlen passiren. So wird die Frage nach Entstehung eventueller secundärer Maxima, mag es sich um Assimilation oder um andere vom Licht abhängige Vorgänge handeln, unter Umständen eine Kenntniss der Qualität des Lichtes erfordern, welches zu einer jeden einzelnen mitwirkenden Gewebeschicht Zutritt findet.

Da ein weiteres Eingehen auf diese Durchleuchtung von Pflanzentheilen nicht geboten scheint, so verweise ich auf die bezügliche Arbeit von Sachs[1]) und die mit exakterer spektralanalytischer Methode ausgeführten Bestimmungen Vierordt's[2]). Auch durch Controle der Wärmewirkung lässt sich, wie es N. J. C. Müller[3]) that, der Extinktionskoefficient der Strahlen verschiedener Brechbarkeit bestimmen. Wenn es auf eine weitere Aufhellung der für Lichtwirkung empirisch gefundenen Thatsachen abgesehen ist, muss auch die Fluorescenz des Chlorophylls ins Auge gefasst werden, welche im lebendigen Blatte nach Hagenbach[4]) und Lommel[5]) nicht, dagegen nach N. J. C. Müller[6]) bestehen soll, und letzteres muss nicht unwahrscheinlich scheinen, da nach Pringsheim das Chlorophyll gelöst in den Chlorophyllkörnern enthalten ist.

---

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 43, Abth. 2, p. 265. Vgl. auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 447.

2) Die Anwendung des Spektralapparates zur Photometrie 1873, p. 72.

3) Botan. Unters. 1876, Bd. I, p. 378. — Vgl. auch Maquenne, Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 943.

4) Annal. d. Chemie u. Physik 1870, Bd. 141, p. 255.

5) Ebenda 1871, Bd. 143, p. 579.

6) Botan. Unters. 1872, Bd. I, p. 11.

Verhalten bei verlängertem Aufenthalt in farbigem Licht. Da die Kohlenstoffassimilation nur eine einzelne Funktion vorstellt, so ist nicht a priori zu behaupten, dass Pflanzen in Lichtstrahlen, welche eine ausgiebige Kohlensäurezersetzung veranlassen, ihren ganzen Entwicklungsgang normal vollenden können. Thatsächlich bringen es aber Pflanzen in der schwächer brechbaren Hälfte des Spektrums jedenfalls zu weitgehender Entwicklung und erheblicher Zunahme an Trockensubstanz, stehen jedoch in letzterem Punkte begreiflicherweise gegen die im gemischten Lichte entwickelten merklich zurück und nehmen eine etwas abweichende Gestaltung an, indem die Internodien eine gewisse Ueberverlängerung deshalb zeigen, weil namentlich die blauen Strahlen das zum Etiolement führende Wachsen der Internodien hemmen. Bei Cultur hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak, welche die blaue Hälfte des Spektrums einschliesslich einiger grünen Strahlen passiren lässt, vermag die zu geringe Kohlenstoffassimilation einen Gewinn an Trockensubstanz gar nicht oder in nur sehr geringem Grade zu Wege zu bringen. Die auf Gewinn organischer Nahrung durch Kohlensäurezersetzung angewiesenen Pflanzen gehen deshalb hinter Kupferoxydammoniak früher oder später zu Grunde, übrigens auch in jedem anderen Lichte (z. B. im Roth), in welchem eine zu geringe Menge organischer Substanz producirt wird.

Argumente, dass bestimmte Strahlengruppen, wenn sie isolirt zur Einwirkung kommen, einen direkt schädlichen Einfluss ausüben, bieten die bis dahin bekannten Thatsachen nicht. Gingen auch in Versuchen Bert's[1]) Mimosa pudica und ebenso andere Pflanzen hinter grünem Glase, welches neben grünen Strahlen etwas blau hindurchliess, wie es scheint, sogar etwas schneller als in blauen Strahlen zu Grunde, so hielten sich die Pflanzen immerhin etwas länger als in Dunkelheit. Doch kann hier nicht wohl die in grünen Strahlen schwächere Assimilationsthätigkeit allein bestimmend sein, sondern es müssen wohl diese Strahlen irgendwelche Funktionen nicht genügend anzuregen vermögen, welche zur Fortdauer der Lebensthätigkeit bei gewissen Pflanzen nöthig sind. Hierfür spricht auch die Beobachtung von G. Kraus[2]), dass hinter einer alkoholischen Lösung von Kupferchlorid, welche namentlich die grünen Strahlen hindurchliess, Mimosa pudica schneller ihre Reizbarkeit verlor, als in dem von Kupferoxydammoniak hindurchgelassenen blauen Licht und hinter einer Lösung von Kalibichromat. Zur bestimmten Entscheidung wird es indess unbedingt noch kritischer Untersuchungen bedürfen.

Versuche über das Wachsthum im farbigen Lichte, die übrigens wenig entscheidend ausfielen, wurden von Hunt[3]) angestellt. Fernerhin sind solche Experimente von Sachs[4]), A. Meyer[5]), R. Weber[6]) und Morgen[7]) ausgeführt werden, welche sämmtlich ein dem oben Mitgetheilten entsprechendes Resultat lieferten. Wenn demnach Macano[8]) die grösste Trockengewichtszunahme im violetten Licht fand, so wird diesem wohl die genügende Menge anderer Strahlen beigemengt gewesen sein.

Theoretisches.

§ 44. Eine bestimmte Einsicht in die vielleicht complicirte Kette molekularer Umlagerungen, durch welche Stärke als endliches Produkt aus Kohlensäure und Wasser gebildet wird, ist zur Zeit noch nicht gewonnen, wie das schon in § 37 hervorgehoben wurde. In diesem ist auch betont, dass der Assimilationsprozess auf Grund der Thatsachen nur als eine Funktion des Chlorophyllapparates in der lebendigen Zelle angesprochen werden darf, und es vor-

---

1) Recherch. s. l. mouvem. d. l. sensitive 1870, p. 28. Separatabz. aus Mém. d. l'Académ. d. Bordeaux Bd. VIII; ebenso Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 338 und ebenda 1871, Bd. 73, p. 1444. — Gleiche Resultate berichtet Baudrimont ebenda 1872, Bd. 74, p. 471.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 508. 3) Ebenda 1851, p. 319.

4) Ebenda 1864, p. 371 u. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 56.

5) Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 396. 6) Ebenda 1875, Bd. 18, p. 18.

7) Bot. Ztg. 1877, p. 579. 8) Ebenda 1874, p. 544.

läufig ganz unbestimmt bleiben muss, welche bestimmte Rolle in diesem Prozesse das Chlorophyll spielt. Indem in dem fortbestehenden Chlorophyllapparat unter dem Einfluss des Lichtes organische Substanz producirt wird, ist dessen Thätigkeit wenigstens insofern mit der Wirkung gewisser Fermente zu vergleichen, als in beiden Fällen ohne merkliche Abnutzung der vermittelnden Körper relativ grosse Stoffmengen chemisch umgewandelt werden. Erscheint nun auch der wirkende Körper unverändert, so kann dieser deshalb doch während der Aktion fortwährende Umsetzungen erfahren, wie das z. B. auch der Fall ist, wenn mit Hülfe von Schwefelsäure — die wie ein Ferment wirkt — eine verhältnissmässig grosse Menge Alkohol in Aether umgewandelt wird. So werden wohl auch die endlich Stärke bildenden Atome und Moleküle in irgend einer Phase des Assimilationsprozesses nicht einfach mechanisch in dem Chlorophyllapparat vertheilt, sondern integrirende Bestandtheile dieses gewesen sein, die weiterhin abgespalten wurden.

Dass aus der Schnelligkeit, mit welcher Stärke als Produkt der Assimilation auftritt, nicht auf eine nur beschränkte Zahl von Einzelprozessen geschlossen werden darf, können schon viele in der Industrie gebräuchliche Maschinen lehren, welche trotz einer Anzahl aufeinanderfolgender Proceduren doch schnell das gewünschte Endprodukt liefern. Selbst wenn die Kohlenstoffassimilation auf eine möglichst geringe Zahl von Einzelprozessen eingeschränkt wäre (vorläufig gibt es freilich keinen Grund, dieses anzunehmen), so dürften doch mindestens die Abspaltung von Sauerstoff und die Vorgänge, durch welche aus Kohlensäure und Wasser (oder aus einem dieser Stoffe) reducirte Körper entstehen, getrennte, wenn auch zeitlich unmittelbarst mit einander verbundene Akte sein. Welcher dieser Akte der vorausgehende sein dürfte, lässt sich auch dann nicht wahrscheinlich machen, wenn man auf Grund derzeit bekannter chemischer und physikalischer Thatsachen ein Urtheil fällen wollte. Freilich vermögen ja Lichtstrahlen z. B. aus Quecksilberoxyd Sauerstoff abzuspalten, doch entsteht solcher auch durch die Einwirkung von wenig Cobaltoxyd aus unterchlorigsaurem Calcium und die Sauerstoffentwicklung wird in diesem Falle so lange dauern, als unterchlorige Säure zugeführt wird; endlich sei auch daran erinnert, dass Wasserstoffsuperoxyd sowohl oxydirende als mit Sauerstoffentwicklung verbundene reducirende Wirkungen hervorzubringen vermag. So wenig diese Thatsachen dem Assimilationsprozess sich anschliessen, so vermögen sie doch wenigstens zu versinnlichen, dass in diesem Prozesse sowohl durch reducirende, als auch durch oxydirende unmittelbare Wirkung der Lichtstrahlen die Entwicklung von Sauerstoff und damit die Bildung reducirter Körper erzielt werden könnte. Mit Entstehung solcher sind aber Spannkräfte in den Organismus eingeführt, gleichviel welche fernere Molekularprozesse die Produktion der endlich auftretenden Assimilationsprodukte herbeiführen.

Mit dem Gesagten ist zugleich gekennzeichnet, dass durchaus nicht alle einzelnen Prozesse der Kohlenstoffassimilation vom Licht abhängig sein müssen. Es ist aber auch auf Grund der Thatsachen nicht mit Sicherheit zu behaupten, dass ein Assimilationsprozess die gesammte Produktionsarbeit durch für unser Auge wahrnehmbare Strahlen geleistet wird. Denn unentbehrlich sind diese auch dann, wenn sie durch nur auslösende Wirkung Dispositionen schaffen, und wenn die hiermit eingeleiteten Prozesse eine Temperaturerniedrigung herbei-

führen, so ist damit zugleich die Möglichkeit gegeben, dass, ohne auf anderem Wege hergestellte Temperaturdifferenz, Wärme in Arbeit verwandelt wird. Wohl mag man es als wahrscheinlicher ansehen, dass die sichtbaren Lichtstrahlen die Gesammtarbeit leisten, deren denkbar geringster Werth aus der Verbrennungswärme der Stärke zu ersehen ist, doch darf man das Hypothetische der Annahme nicht vergessen, welches auch nicht durch einfache Kenntniss eines bestimmten Verhältnisses zwischen Lichtstärke und Kohlensäurezersetzung zu beseitigen ist[1]. Den von der Sonne unserem Planeten zugesandten Strahlen entstammt übrigens die mit der producirten organischen Substanz in den Organismus eingeführte potentielle Energie auch dann, wenn dunkle Wärmestrahlen arbeitsleistend bei der Kohlensäurezersetzung mitwirken.

Muss auch der funktionsfähige Chlorophyllapparat zunächst aus präexistirendem organischen Materiale gebildet werden, so ist doch damit nicht ausgeschlossen, dass Stoffe, welche auf diesem Wege entstanden, in der Folge Produkte der Assimilation sind, der schliesslich indirekt alle in einer Pflanze gegebenen organischen Stoffe entstammen. Da präformirte Stärke in sich bildende Chlorophyllkörner öfters eingeschlossen wird, so kennen wir für diese thatsächlich jenen doppelten Ursprung im Chlorophyllapparat, während für einen anderen Körper solches nicht mit voller Sicherheit behauptet werden kann. Die von Gerland[2] und von Sachsse[3] vertretene Ansicht, nach welcher der Chlorophyllfarbstoff das erste Produkt der Kohlenstoffassimilation sei, kann bis dahin nicht als eine durch Wahrscheinlichkeitsgründe gestützte Hypothese angesehen werden, ebenso nicht aus den § 38 angeführten Gründen die Theorie Pringsheim's, welche Hypochlorin als nächstes Assimilationsprodukt ansieht. Doch sprechen bessere Gründe auch nicht für die Annahme Wiesner's[4], nach welcher der Chlorophyllfarbstoff der Kohlensäure Sauerstoff entrisse[5]. Die Gründe, warum wir das Chlorophyll nicht einfach wie ein durch Absorption von Lichtstrahlen wirksames Schutzmittel ansehen können, wie Pringsheim will, sind früher erörtert. Jeder Begründung entbehrt die Vermuthung Horsford's[6], das in dem Chlorophyll enthaltene Eisenphosphat wirke reducirend auf Kohlensäure.

Verfolgten die angeführten Hypothesen wesentlich die Tendenz, die Rolle

---

1) Vgl. Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 63. A. Mayer, Lehrbuch d. Agrikulturchemie 1871, p. 31.

2) Annal. d. Chemie u. Physik 1871, Bd. 143, p. 610 u. 1873, Bd. 148, p. 99.

3) Chemie u. Physiol. d. Farbstoffe, Kohlehydrate etc. 1877, p. 61; vgl. dessen Phytochem. Untersuchg. 1880, I, p. 3. — Aehnliche Ansichten auch schon bei Moret, Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 168 u. 231. Dagegen lässt Mulder (Physiolog. Chemie 1844—51, p. 294), Chlorophyll und Wachs unter Sauerstoffausscheidung aus Stärke entstehen (vgl. hierzu Mohl, Bot. Ztg. 1855, p. 113). — Auch Draper (Annal. d. Chim. et d. Phys. 1844, III sér., Bd. 11, p. 224) sieht das Chlorophyll als einen während der Assimilationsthätigkeit Umsetzungen erleidenden Körper an.

4) Unters. über d. Beziehung d. Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1874, Bd. 69, Abth. I, p. 59 d. Separatabzgs. — vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 166.

5) Die Hypothesen von C. Kraus (Flora 1875, p. 269) und Timirjaseff (Bot. Ztg. 1875, p. 472) sind an den citirten Orten zu finden.

6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1873, Bd. 77, Abth. 2, p. 436. — Die phantastischen Hypothesen von Risler (Jahresb. d. Chem. 1859, p. 560) und von Benkovich (Annal. d. Physik u. Chemie 1875, Bd, 154, p. 468) darf man auf sich beruhen lassen.

des durch seine Farbe auffallenden und deshalb wohl zu einseitig in den Vordergrund gedrängten Chlorophylls zu erklären, so gehen andere Spekulationen mehr darauf aus, die chemischen Umlagerungen im Assimilationsprozess zu erfassen. A. Bayer[1]) sucht nahezulegen, dass unter Reduktion von Kohlensäure zunächst Formaldehyd und aus diesem durch Polymerisirung Kohlehydrate entstehen, Erlenmeyer[2]) möchte die Bildung von Wasserstoffsuperoxyd und Ameisensäure als ersten Akt der Kohlenstoffassimilation ansehen. Die Annahme Liebig's, nach welcher durch allmähliche Desoxydation zunächst organische Säuren und weiterhin aus diesen Kohlehydrate gebildet werden sollen, trat zunächst nur als Vermuthung auf[3]) und nahm erst späterhin positivere Form an[4]), ohne dass irgendwelche zu Gunsten der Theorie sprechende Fakta mittlerweile bekannt geworden wären. Mit bestimmter Einsicht in den Assimilationsprocess wird auch eine sichere Antwort auf die früher vielfach discutirte Frage[5]) möglich sein, ob der producirte Sauerstoff dem Wasser oder der Kohlensäure entstammt. Mit Thatsachen gestützt kann keine dieser Hypothesen werden, und wenn einmal der Chemie thatsächlich die Darstellung von Kohlehydraten aus Kohlensäure und Wasser gelungen sein wird, muss deshalb noch nicht derselbe synthetische Weg in der Pflanze eingeschlagen werden. Die theoretische Spekulation wird freilich unentbehrlich bleiben zur Auffindung experimenteller Wege, die geeignet erscheinen, um tiefer in die noch dunkle Mechanik der Kohlenstoffassimilation einzudringen.

Anhang. Einige Eigenschaften des Chlorophyllapparates.

§ 45. Im Vorhergehenden wurde nur soweit auf den Chlorophyllkörper eingegangen, als es bei der derzeitigen Sachlage geboten schien, und auch hier können die Eigenschaften des Chlorophyllapparates und seiner Bestandtheile nicht ausgedehnt dargestellt werden. Was von den zahlreichen Details, welche insbesondere über das Chlorophyll bekannt sind, fernerhin physiologisch bedeutungsvoll werden kann, lässt sich nicht abschätzen, eine einfache Beschreibung chemischer und optischer Reaktionen — mag es sich nun um Chlorophyll oder um einen beliebigen andern Körper handeln — entspricht dem Zwecke dieses Buches nicht. Auch soll hier nicht behandelt werden, wie in morphologischer Hinsicht durch einen Differenzirungsprozess im Protoplasma die Chlorophyllkörner entstehen[6]), über deren anatomischen Aufbau die in § 37 und 38 gemachten kurzen Bemerkungen genügen mögen.

Zum Ergrünen bedarf es, wie die im Dunklen vergeilten Pflanzen lehren, der Beleuchtung, doch entstehen bei Lichtabschluss, während die Bildung des Chlorophylls unterbleibt, durch Etiolin gelblich gefärbte Chlorophyllkörper,

---

1) Berichte d. chem. Gesellschaft 1870, Bd. III, p. 66.
2) Ebenda 1877, Bd. 10, p. 634.
3) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, I. Aufl., p. 63 und 1845, V. Aufl., p. 49.
4) Ebenda 1876, IX. Aufl., p. 30.
5) Vgl. z. B. Treviranus, Physiologie 1835, Bd. I, p. 529.
6) Näheres bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 362 und in den § 38 citirten Arbeiten.

welche im Licht direkt ergrünen[1]). Eine Ausnahme machen indess die Nadelhölzer, deren im Dunklen keimende Samen, wie von Sachs[2]) nachgewiesen wurde, normal gebaute und ergrünende Chlorophyllkörner ausbilden. Jedoch ergrünen nicht alle Coniferen im Dunklen, da nach Wiesner[3]) die Keimpflanzen von Larix europaea etioliren, und vielleicht ist die Chlorophyllbildung auf Keimpflanzen — unter denen übrigens Wiesner vereinzelte etiolirte fand — beschränkt, da Frank[4]) kein Ergrünen beobachtete, als die Winterknospen verschiedener Nadelhölzer bei Lichtabschlusse zum Austreiben gebracht wurden. Ausserdem sind keine Beispiele für eine Chlorophyllbildung im Dunklen bekannt, denn die Entwicklung grüner Blätter bei manchen Farnkräutern und Moosen scheint auf die Entwicklung schon zuvor im Licht ergrünter Pflanzentheile zu fallen[5]). Bei den obengenannten Pflanzen, ebenso bei Cactus[6]), Nadelhölzern[7]) u. a. kann sich die grüne Farbe bei vollkommenem Lichtabschluss monatelang erhalten, während bei anderen Pflanzen oft schon nach wenigen Tagen Entfärbung eintritt, und mehr oder weniger bald darauf die Chlorophyllkörper verschwinden, indem die sie aufbauende Masse scheinbar im Protoplasma sich vertheilt. Dieses geschieht endlich auch in den im Dunklen ergrünten Keimpflanzen von Coniferen[8]) und ebenso in Keimpflanzen anderer Gewächse, in denen zunächst auf Kosten von Reservestoffen nicht ergrünende Chlorophyllkörner entstanden.

Durchgehends kommt schon bei sehr geringer Helligkeit ein merkliches Ergrünen zu Stande, doch wird auch anderseits in allzuschwachem Lichte Chlorophyll allmählich zerstört[9]). Da solche Zerstörung lehrt, dass im Dunklen der Chlorophyllfarbstoff durch irgend welche Einwirkungen in andere Körper übergeführt wird, so dürfen wir wohl derartigen hemmenden Einflüssen zuschreiben, dass bei Lichtentziehung die angestrebte Chlorophyllbildung unterbleibt, welche bei solcher Annahme allgemein vom Licht direkt unabhängig sein könnte.

Schon in § 42 ist mitgetheilt, wie nach den Beobachtungen Pringsheim's das Chlorophyll durch concentrirtes Sonnenlicht ohne gestaltliche Aenderung der Chlorophyllkörner, jedoch nur wenn Sauerstoff zugegen ist, zerstört wird, und ein gleiches Verhalten zeigt nach Wiesner[10]) auch eine alkoholische Lösung

---

1) Näheres Sachs, Flora 1862, p. 162 und Bot. Ztg. 1862, p. 366.

2) Lotos 1859 und Flora 1864, p. 505; Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 258; Pringsheim, Ueber das Hypochlorin u. s. w. 1879, p. 20. Separatabz. aus Monatsb. d. Berlin. Akadem. — Die Einwände Böhm's (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1863, Bd. 47, Abth. 2, p. 347) und P. Schmidt's (Einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen 1870, p. 18) haben keine Bedeutung.

3) Die Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 117.

4) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 27.

5) Vgl. P. Schmidt l. c.; Frank l. c. p. 66 für Lophoclea.

6) Sachs, Flora 1862, p. 218; Bot. Ztg. 1864, p. 290.

7) Wiesner, Unters. über die Beziehung d. Lichtes zum Chlorophyll 1874, p. 49. Separatabzg. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 69, Abth. I.

8) Sachs, Lehrbuch 1874, IV. Aufl., p. 714 Anmerkung.

9) Literatur Sachs l. c., Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls 1877, p. 61; Batalin, Bot. Ztg. 1874, p. 677. — Tessier's Angabe (Mémoir. d. l'Académie royale d. sciences 1783, p. 133), Ergrünen erfolge schon im Mondlicht, ist in jüngerer Zeit nicht wieder geprüft.

10) L. c. 1874, p. 42.

von Chlorophyll im Lichte. Wie Verdunklung wirkt auch intensives Licht durchaus local, zerstört aber den Farbstoff unwiederbringlich, ohne das Leben der Zelle nothwendig zu vernichten. Indess dürften doch nach Beobachtungen Batalin's [1]), Askenasy's [2]) und Wiesner's [3]) Zerstörung und Neubildung von Chlorophyll zwei nebeneinander laufende Prozesse sein, wenn nur gewöhnliches Sonnenlicht eine partielle Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes erzielt [4]). Ein hierdurch herbeigeführtes Abblassen scheint bei niederer Temperatur nach den Beobachtungen G. Haberlandt's [5]) deshalb bemerklicher zu werden, weil die Zerstörung durch Licht fortdauert, während die Neubildung von Chlorophyll aufhört oder wenigstens relativ stark gehemmt ist. Uebrigens bringt Kälte noch anderweitige Veränderungen in der Färbung der Gewächse hervor, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

Die Zerstörung des Chlorophylls in concentrirtem Sonnenlicht wird nach Pringsheim durch alle sichtbaren Strahlen des Spektrums, insbesondere energisch durch die stärker brechbaren Strahlen veranlasst. Ebenso stimmen die Erfahrungen von Gardner, Guillemin, Sachs [6]), Wiesner darin überein, dass sämmtliche sichtbare Strahlen Ergrünen bewirken. Wenn nicht von allen Forschern dieselben Strahlen als die wirksamsten befunden wurden, so findet dieses wohl seine Erklärung in den Beobachtungen Wiesner's [7]), nach welchen bei Verwendung derselben gefärbten Lösungen bei hoher Lichtintensität das Ergrünen schneller in den stärker brechbaren Strahlen, bei geringerer Lichtintensität aber umgekehrt in den schwächer brechbaren Strahlen erfolgt. Die Angaben Guillemin's, dass auch die dem sichtbaren Spektrum nächst benachbarten ultrarothen Strahlen Ergrünen bewirken, fand Wiesner [8]) nicht bestätigt, welcher indess gleichfalls eine merkliche Chlorophyllbildung in den ultravioletten Strahlen des Sonnenspektrums constatirte. Nach den Beobachtungen dieses Forschers müssen die zum Versuch dienenden, im Dunklen erzogenen Pflanzen gegen eine auch nur kurze Beleuchtung geschützt werden, da in diesem Falle ein gewisses Ergrünen im Ultraroth stattfinden kann, welches also hiernach nicht ohne jeden Einfluss auf die Chlorophyllbildung zu sein scheint [9]).

Eine zu merklichem Wachsen genügende niedere Temperatur ist sehr gewöhnlich nicht ausreichend, um die Entstehung des Chlorophylls zu gestatten, so dass, wie Sachs [10]) zeigte, die bei geeigneter niederer Temperatur sich entwickelnden Pflanzentheile nicht grün gefärbt sind. Während bei solcher nie-

---

1) Bot. Ztg. 1872, p. 292 u. 1874, p. 435. 2) Ebenda 1875, p. 460.

3) Die natürl. Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls 1876, p. 21. Separatabz. a. d. Festschrift d. zool.-bot. Gesellschaft in Wien.

4) Ueber das schnellere Ergrünen im Licht mittlerer Intensität vgl. Sachs, Flora 1862, p. 214, u. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 47.

5) Unters. über d. Winterfärbung ausdauernder Blätter 1876, p. 10. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 72, Abth. I. — Die weitere Literatur ist in dieser Arbeit und bei Wiesner (Einrichtungen zum Schutze d. Chlorophylls p. 16) citirt.

6) Bot. Ztg. 1864, p. 353. Die übrige Literatur ist hier mitgetheilt.

7) L. c. 1874, p. 52. 8) Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 39.

9) Vgl. auch Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, p. 194 Anmerkung.

10) Flora 1864, p. 497. — Die Existenz eines Optimums der Temperatur ist von Wiesner (Entstehung des Chlorophylls 1877, p. 95) nachgewiesen.

deren Temperatur Chlorophyll nicht entsteht, wird hingegen durch Lichtwirkung die Produktion von Etiolin in erheblicher Weise nach Elfving[1] vermehrt.

Wie in § 51 noch spezieller mitgetheilt wird, ist Eisen nicht nur nöthig, um Ergrünen, sondern auch um die Differenzirung der Chlorophyllkörper aus dem Protoplasma zu ermöglichen, denn nach A. Gris[2] unterbleibt bei Eisenmangel diese Differenzirung ganz oder kommt nur andeutungsweise zu Wege. Das Eisen scheint übrigens nach Wiesner[3] in organischer Verbindung im Chlorophyll selbst und ebenso im Etiolin enthalten zu sein, da im Benzolauszug Eisen nicht direkt, wohl aber in der Asche des Trockenrückstandes mit Ferrocyankalium und Rhodankalium nachgewiesen werden konnte. Andern noch unbekannten Ursachen entspringt es natürlich, wenn unter sonst normalen Vegetationsbedingungen die Bildung des Chlorophylls ganz oder theilweise in gewissen Pflanzen unterbleibt.

Wenn in einer 30 Proc. und mehr Kohlensäure enthaltenden Luft nach Böhm[4] das Ergrünen unterbleibt, so ist dieses offenbar ein durch die nachtheilige Wirkung jenes Gases hervorgerufener pathologischer Prozess, denn Sauerstoff, welcher allerdings zum Ergrünen nöthig ist, war in immerhin ausreichender Menge vorhanden. Die etwas verminderte Kohlensäurebildung, welche nach Wiesner[5] zuvor im Dunklen gehaltene und etiolirte Keimpflanzen ergeben, kann nicht wohl, wie es der genannte Autor möchte, in genetische Beziehung zu den Chlorophyll liefernden chemischen Metamorphosen gebracht werden, da dieses Resultat durch geringe Assimilationsthätigkeit des ja bald in kleiner Menge erzeugten Chlorophylls oder auch andere Ursachen herbeigeführt sein mag[6].

Aus den eingangs erwähnten Gründen wird hier nicht auf die optischen und chemischen Eigenschaften und Reaktionen der Chlorophyllfarbstoffe eingegangen, über welche eine ausgedehntere Darstellung bei Sachsse (Chemie und Physiologie der Farbstoffe u. s. w. 1877) zu finden ist. Nach den neueren Untersuchungen dieses Forschers[7] und den Beobachtungen Hoppe-Seyler's[8] an einem krystallisirenden, offenbar von dem Chlorophyllgrün abstammenden Körper ist endlich als gewiss anzunehmen, dass das Chlorophyll ein stickstoffhaltiger Körper ist. Das Chlorophyll ist, wie schon bemerkt wurde, in den Chlorophyllkörpern gelöst, und das Spektrum lebender Pflanzentheile stimmt, abge-

---

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. I, p. 495.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 201.

3) Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 18. — Vgl. auch Verdeil, Compt. rend. 1851, Bd. 33, p. 689.

4) Ueber den Einfluss d. Kohlensäure auf das Ergrünen 1873, p. 14. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 58, Abth. I. Gleiches wurde schon beobachtet von Moret (Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 206.

5) L. c. 1877, p. 99.

6) Die vermeintliche Entstehung von Chlorophyll im Dunklen bei Gegenwart von Methylalkohol, welche C. Kraus (Versuchsstat. 1877, Bd. 10, p. 416) angibt, ist durch Stöhr (Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis 1879, p. 25. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akadem. Bd. 59, Abth. I) als Irrthum dargethan worden.

7) Sachsse, Phytochem. Untersuchg. 1880, I, p. 1.

8) Botan. Ztg. 1879, p. 815, abgedruckt aus Zeitschrift für physiol. Chemie Bd. III, Heft 5. — Vgl. auch Gautier, Compt. rend. 1879, Bd. 89, p. 861.

sehen von den durch das Lösungsmedium gebotenen Verschiebungen, nach G. Kraus[1] mit dem alkoholischer Chlorophylllösung überein (vgl. Fig. 29 p. 211). Für grüne Pflanzen hat sich durchgehends das Spektrum der gewonnenen Chlorophylllösung identisch erwiesen, und wenn für Oscillaria[2], Florideen, Fucaceen[3] u. a. Pflanzen mit anders als grün gefärbten Chlorophyllkörpern kleine Abweichungen gefunden wurden, so ist doch noch nicht definitiv entschieden, ob diese Differenz durch eine qualitative Verschiedenheit des Chlorophylls oder durch gewisse Beimengungen bedingt ist, welche durch die zur Reinigung angewandten Ausschüttelmethoden nicht entfernt werden konnten. Uebrigens ist die abweichende Färbung der Chlorophyllkörner durch andere, neben dem Chlorophyll vorhandene Farbstoffe bedingt.

Wir gehen hier auch nicht auf die Frage ein, ob der durch Schütteln alkoholischer Chlorophylllösung (Rohchlorophyll nach Wiesner) mit Benzin u. s. w. gewinnbare gelbe Farbstoff, den Kraus Xanthophyll nannte, mit Etiolin, dem gelben Farbstoffe vergeilter Pflanzen, identisch ist oder, wie Pringsheim[4]) will, sich von diesem unterscheidet. Die physiologische Frage, ob aus dem Etiolin das Chlorophyll hervorgeht, ist zwar nicht in unzweifelhafter Weise gelöst, doch sprechen die Erfahrungen für solchen genetischen Zusammenhang. Als Wiesner[5] durch geeignete Ausschüttelversuche den Etiolingehalt in alkoholischen Lösungen annähernd bestimmte, welche aus etiolirten Keimpflanzen gewonnen wurden, nachdem die einen im Dunklen geblieben, die anderen bis zum Ergrünen beleuchtet worden waren, konnte er in diesen letzteren zumeist einen geringeren Gehalt an Etiolin (Xanthophyll) bemerken. Da diese Differenz sich nach einiger Zeit ausglich, so würde als Ersatz für das zur Chlorophyllbildung verwandte Xanthophyll eine neue Quantität am Lichte entstehen müssen. Die Aehnlichkeit, welche nach Pringsheim das Spektrum des Etiolins, bei Anwendung genügend dicker Schicht der Lösung bietet, kann über den genetischen Zusammenhang nicht endgültig entscheiden, da, wenn wir auch die Verwandtschaft beider Körper zugeben, deshalb doch das Chlorophyll aus irgend welchen anderen Körpern entstehen könnte, während das Etiolin uns in dem nach Kraus mit diesem identischen Xanthophyll entgegenträte.

Abschnitt II. **Aufnahme organischer Nahrung.**

Welche Pflanzen nehmen organische Stoffe auf?

§ 46. Allen Pflanzen, welche organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser überhaupt nicht oder in ungenügender Menge produciren, muss durchaus organische Nahrung von Aussen zugeführt werden, doch nehmen manche reichlich chlorophyllführende Pflanzen, in denen der Prozess der Kohlenstoff-

---

1) Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe 1872, p. 47.
2) Kraus l. c., p. 106.
3) Pringsheim, Untersuchg. über das Chlorophyll II. Abth. 1876, p. 7. Separatabz. aus Monatsb. d. Berlin. Akademie. — Vgl. ferner Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. 10, p. 414; Nebelung, Bot. Ztg. 1878, p. 417.
4) L. c., I. Abth. 1874. 5) Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 25.

assimilation in ausgiebigem Maasse thätig ist, nebenbei etwas organische Nahrung aus ihrer Umgebung auf, oder sind wenigstens hierzu befähigt, ohne auf solche Zufuhr organischer Stoffe angewiesen zu sein. Uebrigens ernähren sich manche Pflanzen, deren autochthone Assimilationsprodukte fernerhin ausreichen, in gewissen Entwicklungsphasen mit aufgenommenem organischen Material, wie z. B. die aus Endosperm Nahrung beziehenden Keimpflanzen und einzelne Orchideen, deren Rhizome zunächst unterirdisch leben und erstarken.

Die ihre Nahrung aus todten Massen, aus Lösungen, aus Humusboden, aus Leichen von Pflanzen oder Thieren beziehenden Pflanzen können wir Saprophyten nennen, im Gegensatz zu den Parasiten, welche lebendigen Organismen ihre Nahrung ganz oder theilweise entnehmen, indem sie in denselben als Endophyten oder auf denselben als Epiphyten leben[1]. Durch diese Trennung soll indess keine scharfe Unterscheidung gekennzeichnet sein, da gewisse Pflanzen sowohl saprophytisch als auch parasitisch zu leben vermögen, und manche Fälle wohl besser als bestimmte Modi der Nahrungsaufnahme unterschieden werden. Denn nehmen wir, wie es üblich ist, eine Benachtheiligung des Wirthes durch die Parasiten an, so können diesen nicht wohl die Flechten zugezählt werden, in welchen bekanntlich die Symbiose[2] von Algen und Pilzen beiden Componenten Vortheile gewährt, indem ja viele Flechtenarten an Standorten fortkommen, auf denen weder die isolirten Algen, noch die Pilze zu gedeihen vermögen. Auch kann die Entnahme von Nahrung aus dem Endosperm seitens der Keimpflanze nicht wohl schlechthin als Parasitismus bezeichnet werden, denn dann dürfte man consequenterweise auch die Zuführung von Nahrung aus den Blättern zu den Wurzeln und überhaupt alle die Fälle so nennen, in denen ein Organ von einem andern Organe derselben Pflanze mit Nahrung versorgt wird.

Durchaus angewiesen auf organische Nahrung sind die kein Chlorophyll enthaltenden Pilze, ebenso die chlorophyllfreien Phanerogamen, von denen hier Epipogium Gmelini (Saprophyt), Cuscuta (Parasit) und Monotropa (Saprophyt und Parasit) genannt sein mögen. Etwas Chlorophyll enthalten die parasitisch lebenden Orobanchen und die saprophytisch Nahrung aufnehmende Neottia nidus avis. Wenn diese Pflanzen Beispiele bieten, dass die durch Kohlensäurezersetzung producirte organische Substanz jedenfalls unzureichend ist, so stellt Viscum album einen evidenten Parasiten vor, welcher reichlichst Kohlensäure zersetzt. Ebenso kommen chlorophyllreiche Rhinanthaceen, wie Rhinanthus, Melampyrum, Euphrasia, ferner Thesium (Santalaceae) nur fort, wenn die im Boden sich verbreitenden Wurzeln nebenbei Haustorien in Rhizome und Wurzeln anderer Pflanzen treiben. Da diese Pflanzen Kohlehydrate reichlich produciren, so kann ihre parasitische Lebensweise wohl nicht durch die Nothwendigkeit, stickstofffreies Material von Aussen aufnehmen zu müssen, bedingt sein, und es liegt die freilich der experimentellen Bestätigung bedürftige Annahme am nächsten, dass es auf den Gewinn organischer Stickstoffverbindungen oder vielleicht auch organischer Verbindungen gewisser Aschenbestandtheile abgesehen, resp. eine solche Aufnahme nothwendig ist. In der That sind niedere Pilze bekannt, welche organische Stickstoffverbindungen nöthig haben oder nur

---

1) Vgl. de Bary, Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1866, p. 213.

2) Diese Bezeichnung wurde eingeführt von de Bary, Die Erscheinung d. Symbiose 1879.

mit solchen gut gedeihen, doch mahnt u. a. die Einschränkung vieler parasitischer Pilze auf bestimmte Nährpflanzen, die parasitische Lebensweise nicht allein nach dem allgemeinsten Nahrungsbedürfniss zu beurtheilen. Insbesondere haben ja auch die meisten der in Flechten an symbiotisches Leben mit Algen gewöhnten Pilze die Fähigkeit, anders zu leben, verloren, und möglich wäre es auch, dass etwa das parasitischer Lebensweise angepasste Viscum an seinem natürlichen Standort nur der Zufuhr anorganischer Stoffe bedarf, möglich auch, dass der befallene Baum, welcher solche liefert, von der Mistel organisches Material zurückerhält.[1]

Jedenfalls wird aber in den parasitischen Orobanchen organische Nahrung der befallenen Pflanze entnommen, während ein wenig durch Kohlensäurezersetzung producirt wird, und während endlich die im Boden sich verbreitenden Wurzeln dieser Pflanze jedenfalls Wasser, voraussichtlich Aschenbestandtheile und vielleicht auch etwas organische Nahrung gewinnen. Wenn nun bei den verwandten grünen Rhinanthaceen das System der Bodenwurzeln ausgebildeter ist, der Parasitismus aber fortdauert, so werden jene mindestens etwas organisches Material der Pflanze entziehen können, in welche die Haustorien eindringen. Sollte dieses nicht immer geschehen, so braucht die fakultative Aufnahme deshalb noch nicht ausgeschlossen zu sein, und einer solchen begegnen wir in auffälliger Weise bei Drosera, Dionaea u. a. fleischverdauenden Phanerogamen. Fangen diese Insekten, so gewinnen sie damit (nach saprophytischer Manier) etwas Nahrung, deren sie nicht nothwendig bedürfen. Denn ohne solche Nahrungszufuhr kommen die genannten Pflanzen ganz gut fort, indem sie wie andere grüne Pflanzen sich ernähren, und mit alleiniger Insektennahrung vermögen dieselben sich nicht zu erhalten.

Das gute Fortkommen in ausgeglühtem Sande oder in Wasser, sofern die nöthigen anorganischen Bestandtheile geboten sind, lehrt, dass normalerweise in Ackerboden gedeihende Pflanzen, wie Getreide, Bohne u. a., Zufuhr organischer Nahrung nicht nöthig haben. Auf die Zunahme an Humus in einem Ackerboden, während mit den Ernten grosse Mengen organischer Stoffe abgeführt werden, konnte Liebig[2] mit Recht hinweisen, um unwiderleglich darzuthun, dass aus dem Humus nicht die organische Substanz der cultivirten Pflanzen stammen kann. Die fakultative Aufnahme organischer Stoffe ist deshalb noch nicht ausgeschlossen, indess fehlt es zur Zeit an geeigneten Versuchen, aus welchen zu entnehmen wäre, ob und in wie weit organische Nahrung von Aussen in die normal von autochthonen Assimilationsprodukten lebenden Pflanzen aufgenommen werden kann.

Die in § 48 zu besprechende Ernährung der von autochthonen Assimilationsprodukten lebenden Pflanzen mit organischen Stickstoffverbindungen als einziger Stickstoffquelle zeigt, dass wenigstens bestimmte organische Stoffe

---

1) Es könnte hier bis zu einem gewissen Grade ein ähnliches Verhältniss bestehen, wie zwischen dem Impfstock und dem aufgepfropften Impfling. Wechselseitige Zufuhr organischer Nahrung kommt auch hier vor. Auch kann der Stumpf einer gefällten Tanne zur Bildung von Ueberwallungen genügende Nahrung während einiger Jahre beziehen, wenn die Wurzeln dieses Stumpfes und benachbarter Tannenbäume verwachsen sind. (Göppert, Bot. Ztg. 1846, p. 505; Dubreuil, Compt. rend. 1848, Bd. 27, p. 387.)

2) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, p. 14.

verwendbar sind, und voraussichtlich werden auch andere geeignete Körper verarbeitet, wenn sie in die Pflanze einzudringen vermögen. Der Humusboden aber vermag solchen grünen Pflanzen selbst dann keine bemerkenswerthen Mengen organischer Nahrung zu liefern, wenn durch Unterdrückung der Kohlenstoffassimilation ein Mangel an Nahrung herbeigeführt wird, denn wie Cailletet[1] fand, kommen Linse, Raps u. a. in Humusboden nicht fort, wenn sie in kohlensäurefreier Atmosphäre gehalten werden, und unter solcher Bedingung sah ich[2] Lupinus luteus sich nicht merklich weiter entwickeln, als auf Kosten der Reservestoffe möglich war. Es wird hier also nicht etwa durch ausreichende Produktion eine Aufnahme organischer Stoffe von Aussen herabgedrückt, und demgemäss müssen die chlorophyllarmen und überhaupt die aus Humus organische Nahrung schöpfenden Pflanzen für diesen Zweck spezifisch befähigt sein. Wenn indess eine Pflanze gleichzeitig organische Substanz aus Kohlensäure zu produciren und von Aussen aufzunehmen vermag, wird sicherlich, wie das nach Analogie der Translocation von Nährstoffen in der Pflanze nicht anders zu erwarten ist, die Ausgiebigkeit der Produktion einen Einfluss auf die Aufnahmethätigkeit ausüben.

Historisches. In der Humustheorie, in der Annahme, dass alle Pflanzen organische Nahrung von Aussen aufnehmen müssen, tritt uns ein Nachklang Aristotelischer Lehren entgegen, nach welchen die Pflanze aus dem Boden, ähnlich wie das Thier aus dem Magen, vorbereitete organische Nahrung bezieht. Hatte auch van Helmont im 17. Jahrhundert sogar die Entstehung aller die Pflanzen aufbauenden Stoffe aus Wasser angenommen, und war mit der Aufhellung der Kohlensäurezersetzung die Produktion organischer Substanz in der Pflanze sicher gestellt, so wurde doch die Aufnahme organischer Stoffe durchgehends als für alle Pflanzen nothwendig angesehen, ehe Liebig auftrat und dieser Lehre den Todesstoss gab[3]. Die zahlreichen Streitschriften, die Liebig's epochemachendes Werk hervorrief[4], beweisen am besten, welch eingefleischtes Dogma die Humustheorie war, zu deren Gunsten sogar der eigentliche Begründer der Ernährungslehre der Pflanzen, Th. de Saussure[5], freilich in seinem 75. Jahre, noch seine Stimme erhob. Boussingault[6] dagegen brachte für Liebig's Auffassung weitere Argumente bei, und von diesem, sowie von Salm-Horstmar, wurde weiterhin durch Cultur in humusfreiem Boden der Nachweis geführt, dass bei alleiniger Zufuhr anorganischer Stoffe grüne Pflanzen gedeihen können (vgl. § 54). Hatte nun Liebig unrichtigerweise die Aufnahme organischer Stoffe durch Pflanzen überhaupt negirt, so findet sich doch schon bei Schleiden[7] eine im Allgemeinen richtige Auffassung hinsichtlich der Nahrungszufuhr in Pflanzen.

Dass chlorophyllfreie Pflanzen thatsächlich organische Stoffe aufnehmen, bedarf besonderer Beweise nicht mehr. Aus dem Fortkommen saprophytischer Pflanzen z. B. Agaricus, Epipogium, Monotropa ergibt sich auch unmittelbar, dass humusreicher Boden bestimmten Pflanzen organische Nährstoffe zu liefern vermag. An Wasser gibt freilich Humusboden durchgehends nur wenig, aber doch wohl im Allgemeinen ebensoviel organische Stoffe, wie Aschenbestandtheile ab[8], die ja gleichfalls in der Pflanze sich an-

---

1 Compt. rend. 1871, Bd. 73, p. 1476.

2 Monatsb. d. Berliner Akademie 1873, p. 784. — Gleiches beobachtete Godlewski, Bot. Ztg. 1875, p. 88.

3 Näheres in Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 451.

4 Vgl. z. B. Hlubeck, Beleuchtung d. organ. Chemie d. Herrn Liebig 1842.

5 Annal. d. Chemie u. Pharm. 1842, Bd. 42, p. 275.

6 Annal. d. chim. et d. phys. 1841, III sér., Bd. 1, p. 248.

7 Grundzüge 1845, 2. Aufl., Bd. II, p. 469.

8 Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 168. Von neuen Unters. nenne ich Detmer, Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 279.

häufen. Indess ist solches Verhalten kein Maass dafür, wie viel organisches Material für die Pflanze in dem Humusboden verwendbar ist, da von jener lösende Wirkungen ausgehen können. Immerhin wird für gewisse Pflanzen die Zufuhr schon gelösten Materiales Bedeutung haben, denn ohne solche würden dem immerhin nur mässiges Terrain beherrschenden Wurzelsysteme von Neottia, Epipogium[1]), Corallorhiza[2]) offenbar zu wenig organische Stoffe zur Verfügung stehen, wenn diese Pflanzen, wie das zuweilen vorkommt, in einem humusarmen Boden sich finden. Mit dieser Annahme stimmt denn auch eine Beobachtung Drude's[3]) an einer mit unverletzten Wurzeln, aber mit einem mässigen Erdballen in einen Topf mit magerer Erde eingesetzten Pflanze von Neottia. Diese entwickelte zunächst unter Verbrauch der in der Pflanze vorhandenen Stärke den Blüthenstand weiter, hörte aber vor völliger Entfaltung aller Blüthen auf zu wachsen, offenbar weil gelöstes organisches Nährmaterial unter den gebotenen Culturbedingungen nicht herbeigeführt werden konnte. Auf die relativ schwierige Diosmose von Humuslösungen[4]) kann man in unserer Frage keinen Werth legen, da in die lebendigen Pflanzenzellen ja faktisch viele Stoffe ihren Weg finden, deren Diosmose man nicht im Stande ist, unmittelbar nachzuweisen. Versuche, mit künstlichen (meist alkalischen) Humuslösungen chlorophyllreiche Pflanzen zu ernähren, haben sämmtlich ein negatives Resultat ergeben[5]), können aber nicht einmal als Beweis dafür angeführt werden, dass die Versuchspflanzen aus einem Ackerboden keine organischen Stoffe aufzunehmen vermögen. Uebrigens ist der sog. Humus ein Gemenge verschiedener organischer Massen, von denen auch die speziell Humusstoffe genannten Körper in chemischer Hinsicht wenig bekannt sind.

Manche Pflanzen können sowohl als Parasiten wie auch als Saprophyten leben. So gibt es insbesondere unter niederen Pilzen, namentlich unter den Spaltpilzen, nicht wenige, welche in einem lebenden Organismus und nach dessen Tode noch in der Leiche fortkommen. Einige in der Natur als Parasiten lebende Pilze, wie Agaricus melleus und den Raupen tödtenden Cordiceps militaris, hat Brefeld[6]) in künstlichem Nährsubstrate cultivirt und selbst Peronospora infestans (den Pilz der Kartoffelkrankheit) auf solche Weise bis zu einer gewissen Entwicklung gebracht. Von Phanerogamen kann nach Drude[7]) Monotropa rein saprophytisch leben oder auch zugleich parasitisch Nahrung beziehen, und dass solche kombinirte Ernährung mehrfach vorkommen dürfte, ist schon oben erwähnt worden. In wie weit und welche Stoffe durch die parasitischen, aber grünen Rhinanthaceen, sowie durch Thesium der befallenen Pflanze entnommen werden, ist unbekannt, auch kann in dieser Hinsicht der von Pitra[8]) demonstrirte Uebergang von Blutlaugensalz aus der Wurzel der Nährpflanze in das Haustorium des Parasiten nichts beweisen. Dass aber unter normalen Culturbedingungen diese Pflanzen auf parasitische Lebensweise angewiesen sind, folgt daraus, dass bei Ausschluss solcher die Cultur von Melampyrum, Rhinanthus, Euphrasia nicht gelang[9]), während Cornu[10]) Melampyrum arvense in einem Topfe sehr wohl erziehen konnte, als den Haustorien dieser Pflanze Gelegenheit geboten war, in Getreidewurzeln ein-

---

1) Irmisch, Beiträge zur Biologie u. Morphologie d. Orchideen 1853, p. 51.

2) Reinke, Flora 1873, p. 180.

3) Die Biologie von Monotropa u. Neottia. Göttinger Preisschrift 1873, p. 26.

4) Versuche dieser Art sind u. a. angestellt von Detmer, l. c. und Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 285; Simon, ebenda 1875, Bd. 18, p. 470; Grandeau, Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 988.

5) Solche Versuche führten u. a. aus Hartig (Liebig, Die Chemie u. s. w. 1840, p. 192); Saussure 1842, l. c.; Unger, Flora 1842, p. 241; Wiegmann, Bot. Ztg. 1843, p. 801; Trinchinetti ebenda 1845, p. 112.

6) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft III, p. 154 Anmerkg. u. Bot. Ztg. 1876, p. 265.

7) L. c., p. 51. (Vgl. auch die Culturversuche von Hooker, citirt bei Solms-Laubach, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VI, p. 519).

8) Bot. Ztg. 1861, p. 66 u. 72.

9) Decaisne, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 2; Henslow, Bot. Ztg. 1849, p. 14.

10) Bullet. d. l. soc. botanique de France 1876, Bd. 23, p. 195.

zudringen[1]. Auch die krautigen Polygala-Arten sollen nach W. O. Focke[2] Wurzelparasiten sein, indess kann man nicht wissen, ob dieses allgemein zutrifft, da auch unter den Rhinanthaceen nach Regel[3] Pedicularis und Bartsia mit Ausschluss von Parasitismus cultivirbar sein sollen. Für die parasitischen und nur Spuren von Chlorophyll führenden Orobanchen[4], ebenso für Lathraea ist noch nicht bekannt, welche Funktionen die Bodenwurzeln, resp. das ausgebildete Rhizom besorgen. Ebenso ist noch nicht näher das Verhältniss von Viscum zur Nährpflanze ermittelt. Einige Versuche Pitra's[5], in denen die Aeste der Mutterpflanze geringelt wurden, können nicht als entscheidend dafür angesehen werden, dass Viscum nur Aschenbestandtheile von der Nährpflanze zieht. Vielleicht dass zu dieser die Mistel sich analog verhält, wie ein Pfropfreis zu seiner Unterlage[6], also ein symbiotisches Verhältniss besteht, wie es für die Flechten und andere Fälle in jüngerer Zeit näher kennen gelernt wurde[7].

Unter den Orchideen finden sich gleichfalls, wie schon erwähnt, Repräsentanten, welche organische Nahrung durchaus aufnehmen müssen, und andere, für welche solche Aufnahme zweifelhaft erscheint. Zu letzteren könnte auch die grüne Goodyera repens gerechnet werden, deren zunächst unterirdisch erstarkendes und chlorophyllfreies Rhizom sicher organischer Nahrung bedarf, und so dürften vielleicht nicht wenige Orchideen während der Entwicklung aus dem winzigen Samen organische Nahrung von Aussen beziehen[8]. Vielleicht sind in dieser Familie, möglicherweise auch in der Familie der Pyrolaceae, die Fälle nicht selten, in denen zeitlebens, neben autochthonen Assimilationsprodukten, von Aussen zugeführte Nahrung verwandt wird. Auch die chlorophyllfreien Prothallien von Lycopodium[9] und Ophioglosseae[10] bedürfen, um sich aus der nur kleinen Spore zu bilden, jedenfalls organische Nahrung aus ihrer Umgebung, während auch hier für die geschlechtlich producirte grüne Pflanze derartige Zufuhr nicht nothwendig sein dürfte. Solcher Wechsel des Ernährungsbedürfnisses mit den Entwicklungsstadien ist auch allgemein bei den zunächst aus Endosperm Nahrung ziehenden Keimpflanzen verbreitet.

Modus der Aufnahme und Werth der Nährstoffe.

§ 47. Um als Nahrung zu dienen, muss ein Stoff in das Innere der Zellen eindringen und demgemäss schon ausserhalb der Pflanze in löslicher Form geboten sein oder in solche gebracht werden, abgesehen von den Fällen, wo an sich feste Körper in Myxomyceten oder überhaupt in Primordialzellen aufgenommen werden (vgl. § 13). Die auf organische Nahrung angewiesenen Pflanzen bringen nun vielfach durch Secrete ungelöste Körper in lösliche Form oder bewirken auf diese Weise chemische Umwandlungen in Lösungen, durch welche die dargebotenen Stoffe der Pflanze zugänglich werden. Dies wird nicht nur

---

1) Ueber den Bau dieser Wurzelparasiten vgl. Solms-Laubach, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 539.

2) Abhdlg. d. naturw. Vereins zu Bremen 1875, Bd. 4, p. 278.

3) Die Schmarotzergewächse, Zürich 1854, p. 34.

4) Wiesner, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 584.

5) Bot. Ztg. 1861, p. 63.

6) Solche Ansicht ist von R. Hartig ausgesprochen Bot. Jahresb. 1875, p. 955.

7) Anatomische und morphologische Verhältnisse der hier genannten und anderer Parasiten fanden sich, ausser in der schon citirten Abhandlung, namentlich der von Solms, noch bei Solms, Bot. Ztg. 1874, p. 49 u. Abhandlg. d. naturf. Gesellschaft zu Halle 1875, Bd. 13, p. 237. Für Cuscuta bei Koch in Botan. Abhandlg. von Hanstein 1874, Bd. II, Heft 3.

8) Morphologisches bei Irmisch, Beiträge zur Biologie u. Morphologie d. Orchideen 1853; Schacht, Beiträge zur Anatomie 1854, p. 115; Reinke, Flora 1873, p. 145. — Fleischer, Flora 1874, p. 419.

9) Fankhauser, Bot. Ztg. 1873, p. 1.

10) Hofmeister, Abhandlg. d. K. Sächs. Ges. d. Wissenschaft. 1857, Bd. 5, p. 657.

durch Secretion von Säuren erreicht, vermittelst welcher Wurzeln und Wurzelhaare lösend auf Bodenbestandtheile wirken (§ 14), sondern auch durch Ausscheidung von Stoffen spezifisch verschiedener Wirkung. Die differente Wirkung müssen wir übrigens wesentlich zur Charakterisirung dieser chemisch kaum bekannten Stoffe verwenden, welche wir als Fermente bezeichnen, weil sie eine im Verhältniss zu ihrer eigenen Masse grosse Menge anderer Körper umzuwandeln vermögen. Hier halten wir uns einfach an die Secretion und ihre Wirkung als Mittel zur Gewinnung von Nährstoffen und verweisen im übrigen auf das Cap. VI, in welchem noch weiter von den in den Pflanzen vorkommenden Fermenten die Rede sein wird.

Sehr verbreitet ist die Secretion von solchen Fermenten bei den Pilzen. Das Eindringen der Hyphen von Aecidiomyceten, Peronosporeae u. a. in cuticularisirte Wandungen oder in Cellulosehäute[1]) ist sicher keine einfache mechanische Durchbohrung, sondern wird durch die lösende Wirkung von Secreten vermittelt, welche diese Pilze an der Contactstelle ausscheiden. Auf solche Weise gelangen auch Botrytis-[2]) und Empusa-Arten[3]) durch die Chitinhaut von Raupen, resp. Fliegen, dringen Pilzfäden in das Innere von Stärkekörnern[4]), sowie in Stückchen Eiweiss, Fleisch und noch andere todte Massen. Auch die Durchbohrung von Eierschalen durch Pilzfäden kann hier angeführt werden, obgleich in diesem Falle Ausscheidung von Säure ausreichend erscheint. Offenbar handelt es sich also um verschiedene Wirkungen, welche indess durchaus nicht alle eine jede Pilzart auszuüben vermag. So ist z. B. die Alkoholhefe wohl im Stande, durch das secernirte Invertin Rohrzucker in Glycose zu verwandeln, während gelöster Milchzucker nicht verändert wird, den aber Spaltpilze verarbeiten. Unter diesen ist überhaupt die Ausscheidung mannigfacher Fermente sehr verbreitet[5]), denn es werden nicht nur durch Bacterien Stärke und Cellulose in lösliche Kohlehydrate verwandelt (diastatische Wirkung) und Eiweissstoffe (durch Pepsin) peptonisirt, sondern es scheinen auch noch mehrfach andere Erfolge durch Fermente zu Stande zu kommen, welche wenigstens Diastase, Pepsin oder Invertin nicht erzielen. Vielleicht spielen auch Fett verändernde Fermente bei den Bacterien mit und möglicherweise auch bei Empusa radicans, welche wenigstens den Fettkörper der Raupe des Kohlweisslings nach Brefeld aufzehrt.

In analoger Weise wie Pilze bahnen sich auch Cuscuta, Viscum, Rhinanthus und andere phanerogamische Parasiten in das Innere der Nährpflanze ihren Weg. Dagegen wird es besonderer Prüfung bedürfen, ob sämmtliche Saprophyten auch durch Secrete auf ihre Substrate wirken. Von den Schimmelpilzen scheint Diastase oder wenigstens irgend ein Ferment allgemein ausgeschieden zu werden, doch ist es schon fraglich, ob das Mycelium sämmtlicher Hutpilze sich durch lösende Ausscheidungen Nahrung verschafft, obgleich das nicht seltene Durchwachsen von todten Blättern u. dgl. mit einiger Wahrscheinlichkeit

---

1) Vgl. de Bary, Morpholog. u. Physiolog. d. Pilze, 1866, p. 217 u. 230.
2) de Bary, Bot. Ztg. 1867, p. 4 u. 1869, p. 558.
3) Brefeld, Unters. über d. Entwicklung von Empusa 1871.
4) Schacht, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 442.
5) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 12.

auf eine Secretion schliessen lässt. Ein solches Einbohren der am Rhizom von Goodyera entspringenden Wurzelhaare in todte Fichtennadeln wurde von Drude [1]) beobachtet, jedoch zugleich von diesem der schon § 46 erwähnte Versuch mit Neottia angestellt, nach welchem bei dieser Orchidee die Zufuhr gelöster organischer Stoffe wesentlich für die Ernährung sein dürfte. Deshalb könnte indess lösende Aktion für den Gewinn von Nahrung immerhin noch Bedeutung haben, und es liegt nahe zu vermuthen, dass bei der keine Wurzelhaare besitzenden Neottia in analoger Weise die aus den Wurzeln hervortretenden Mycelfäden funktioniren[2]), welche einem Pilze angehören, der in dieser Orchidee nie zu fehlen scheint[3]).

In sehr augenscheinlicher Weise wird bei Drosera, Dionaea, Nepenthes und anderen fleischverdauenden Phanerogamen Pepsin von den zum Insektenfang angepassten Blattorganen ausgeschieden, und eben durch die Wirkung jenes Fermentes werden die eiweissartigen Stoffe in Peptone, d. h in eine zur Aufnahme in die Pflanze geeignete Form übergeführt.

Auch bei der Ueberführung der im Endosperm aufgespeicherten Reservestoffe in die Keimpflanze können die Samenlappen durch Secrete die Umwandlung von Stärke, Zellhaut oder Eiweissstoffen in gelöste Form verursachen oder wenigstens verursachen helfen. Jedenfalls dürfen wir hier nicht ohne weiteres alle wahrnehmbaren Veränderungen auf übergetretene Fermente schieben, da ja das Endosperm selbst aus lebendigen Zellen aufgebaut ist, in denen auch unabhängig von dem Embryo Stoffmetamorphosen sich abspielen können, wie das die Erfahrungen am isolirten Endosperm von Ricinus gelehrt haben. Ueberhaupt kann man nach dem in lebendigen Zellen uns entgegentretenden Erfolge nicht so unmittelbar die Qualität der äusseren Einwirkung abschätzen, mag es sich um Wechselwirkung differenter Organismen oder der Zellen desselben Gewebeverbandes handeln. Denn die eintretende Reaktion ist eine nach Maassgabe der spezifischen Eigenschaften des lebendigen Organismus erfolgende Antwort, und wenn spezielle Fermentwirkungen stattfinden, so wird es in jedem Falle zu entscheiden sein, ob der wirkende Stoff thatsächlich übertrat oder vielleicht in der Zelle selbst gebildet wurde und der äussere Anstoss nur die Bedingungen für dessen Aktionsfähigkeit schuf. Denn jedes Ferment wirkt nur unter bestimmten Bedingungen, und für das Pepsin ist es z. B. bekannt, dass es nur in saurer, nicht in neutraler oder alkalischer Lösung Eiweissstoffe in Pepton überführt. Da über die Stoffaufnahme aus dem Endosperm in den Kapiteln über Stoffmetamorphosen und Stoffwanderung geredet werden muss, so genüge es hier zu bemerken, dass u. a. bei Mirabilis Jalapa, Mais und Dattel wohl sicherlich Fermente von den aufnehmenden Theilen des Samenlappens secernirt werden.

Natürlich ist nicht ein jeder gelöst gebotene oder in Lösung gebrachte organische Stoff als Nahrung verwendbar, obgleich, wenigstens bei Spaltpilzen,

---

1) Die Biologie v. Monotropa u. Neottia 1873, p. 34.

2) Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1877, Bd. VI, p. 997.

3) Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV. sér., Bd. 5, p. 272. — Ueber solches Pilzvorkommen auch in anderen Orchideen finden sich ausserdem Angaben bei Schacht, Beiträge 1854, p. 115; Drude l. c., Reinke, Flora 1873, p. 164.

Schimmelpilzen und auch Sprosspilzen, ein geeigneter Nährboden eine sehr verschiedene Zusammensetzung haben kann, wenn ausserdem die richtigen Bedingungen für das Gedeihen dieser Organismen vorhanden sind. Schon das in der Natur zu beobachtende Fortkommen von Spaltpilzen und Schimmelpilzen auf den mannigfachsten Substraten zeigt, dass diese Organismen mit den verschiedensten Stoffen sich ernähren können, und die seit dem Vorgehen Pasteur's [1]) mehrfach [2]) und namentlich in jüngster Zeit durch Nägeli [3]) in kritischer und ausgedehnter Weise ausgeführten Culturversuche in künstlichen Lösungen haben dasselbe bestätigt. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass sämmtliche Kohlehydrate, Weinsäure, Bernsteinsäure und überhaupt verschiedene organische Säuren, Glycerin, ferner Eiweissstoffe, Peptone, Leucin, Asparagin zur Ernährung von Schimmel- und Spaltpilzen geeignet sind, wenn auch nur einer dieser Körper als organisches Material in der sonst geeignet zusammengesetzten Nährlösung sich befindet. Unter gleichen Umständen vermögen aber nach Nägeli Oxalsäure, Oxamid, Harnstoff, Methylamin und Aethylamin nicht als Nahrung zu dienen, obgleich sie in brauchbarer Nährlösung nicht hemmend wirken, und obgleich unter dieser Bedingung die Pilze ihren Stickstoffbedarf durch Verarbeitung der beiden zuletzt genannten Stoffe decken können. Giftige und antiseptische Wirkung macht natürlich eine Pilzvegetation unmöglich, doch können auch solche Stoffe bei gehöriger Verdünnung noch als Nährmaterial dienen. So ist verdünnter Alkohol ein ganz gutes Nahrungsmittel für Pilze, und selbst mit genügend verdünnten Lösungen von stärker antiseptischen Stoffen, wie Carbolsäure, Salicylsäure, Benzoesäure, konnte Nägeli Pilze ernähren.

Sind ungleich tüchtige Nährstoffe geboten, so kann es dahin kommen, dass zunächst der leichter verwendbare Körper verarbeitet wird. So wurde in Versuchen Pasteur's [4]), in welchen sauer traubensaures Ammoniak die einzige organische Nährstoffquelle war, zunächst die eine Componente jener Säure, die optisch rechts drehende Weinsäure, aufgebraucht. Als das Nahrungsmittel, aus welchem die Pilze im Allgemeinen am leichtesten ihren Bedarf an organischem Material entnehmen, haben sich in den Versuchen Nägeli's die Zuckerarten erwiesen, doch gestatten auch viele andere Stoffe, wie Glycerin, Weinsäure, Leucin, eine üppige Pilzvegetation. Die Abschätzung des relativen Werthes eines Nährstoffes ist übrigens immer nur eine bedingte, da unter anderen Umständen und für einen anderen Pilz eine andere Relation sich ergeben kann. Die Herstellung ganz identischer Culturbedingungen ist aber keineswegs leicht, da sehr verschiedene, auch mit der Nährlösung variable Ursachen mitspielende Faktoren sind. Muss auch in dieser Hinsicht auf die kritischen Auseinandersetzungen in Nägeli's citirten Schriften verwiesen werden, so sei doch hier hervorgehoben, dass selbstverständlich auch die Form in Betracht kommt, unter welcher die übrigen Nährstoffe, Aschenbestandtheile und stickstoffhaltige

1) Annal. d. chimie et d. phys. 1860, III sér., Bd. 58, p. 323 u. 1862, III sér., Bd. 64, p. 106.

2) z. B. Zöller, Botan. Jahresb. 1874, p. 213; Werner, Bot. Ztg. 1873, p. 406; Stutzer, Versuchsstat. 1877, Bd. 21, p. 115.

3) Ueber Fettbildung bei niederen Pilzen in Sitzungsb. d. Bair. Akademie 3. Mai 1879 u. Ernährung d. niederen Pilze ebenda 5. Juli 1879.

4) Compt. rend. 1860, Bd. 51, p. 298, vgl. auch ebenda 1858, Bd. 46, p. 617.

Substanzen, geboten werden, dass ferner Concentration und Reaktion der Lösung ins Gewicht fallen und unter Umständen durch die Ernährung die Lösung eine dem ferneren Gedeihen hinderliche Beschaffenheit annehmen kann. So hemmt die bei Verarbeitung der Salze organischer Säuren auftretende alkalische Reaktion das Gedeihen von Schimmelpilzen (vgl. § 12), die Produktion von Säuren, resp. Alkohol, durch gährungserregende Spaltpilze, resp. Sprosspilze, setzt der Thätigkeit dieser Organismen eine Schranke. Ferner begünstigt mässige alkalische Reaktion die Spaltpilze, und bei Concurrenz gewinnen diese leicht die Oberhand, während in derselben Lösung nach dem Ansäuern Sprosspilze den Sieg davon tragen[1]. Dass bei Entziehung von Sauerstoff nur Spaltpilze und Sprosspilze zu gedeihen vermögen und diese unter solchen Umständen nicht alle die Stoffe verarbeiten können, welche bei Sauerstoffzufuhr ihnen zugänglich sind, soll hier nicht weiter beleuchtet werden (vgl. Kap. VIII).

Das bis dahin Gesagte gilt aber zunächst nur für die auch in der Natur auf verschiedenen Substraten vorkommenden Pilze. Die in ihrem Vorkommen auf bestimmte Substrate eingeschränkten Parasiten zeigen schon hierdurch an, dass sie mindestens nicht so leicht auf beliebigem anderen Nährboden fortkommen, und wenn auch für einige dieser in der Natur immer parasitisch auftretenden Pilze eine Cultur in künstlichen Nährlösungen gelang, so ist doch zunächst noch zweifelhaft, ob sämmtliche in solcher Weise ernährt werden können. Aus dem noch so weit gehenden exclusiven Vorkommen auf bestimmten Nährpflanzen kann kein bestimmter Schluss gezogen werden, da für solche Einschränkung mannigfache andere Umstände maassgebend sind, so gut wie ja auch Pfropfreiser nur auf bestimmten Nährpflanzen fortkommen, auch wenn dieselben in Erde gepflanzt noch so gut sich weiter entwickeln.

Experimentelle Erfahrungen, in wie weit Pilze auf bestimmte Nährstoffe angewiesen sind, liegen nur in beschränktem Maasse vor. Nach Buchner[2] scheint die Form der Milzbrandbakterien fast nur mit Eiweissstoffen und Peptonen sich gut ernähren zu können, während die verwandten Heubakterien mit Zucker u. dgl. fortkommen, wenn ihnen organische Verbindungen, wie Leucin oder Tyrosin, als Stickstoffquelle zur Verfügung stehen. Nach Brefeld's[3] Beobachtungen scheint es, dass Dictyostelium zur Entwicklung aus Sporen organischer Stickstoffverbindungen bedarf. Die weiter im folgenden Abschnitt zu behandelnde Erfahrung, dass die Hefe aus Salpetersäure ihren Stickstoffbedarf nicht wohl zu decken vermag, legt die Vermuthung nahe, dass die Qualität der Stickstoffnahrung vielleicht öfters von Bedeutung ist. Vielleicht spielt gerade die Stickstoffnahrung auch eine Rolle bei der Ernährung der auf parasitisches Leben angewiesenen chlorophyllreichen Phanerogamen.

Die chemische Struktur eines Körpers kann schon deshalb nicht über dessen Nährwerth entscheiden, weil giftige oder antiseptische Eigenschaften die Entwicklung hemmen können, und dieserhalb Benzoesäure bei gewisser Concentration keine Pilzentwicklung aufkommen lässt, während die nahe verwandte Chinasäure nach Nägeli's Erfahrungen ein vortreffliches Nährmaterial ist. Abgesehen hiervon scheinen, nach den bisherigen Erfahrungen,

---

1) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 31.

2) Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandcontagiums. Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Febr. 1880, p. 370.

3) Dictyostelium mucoroides, ein neuer Parasit. 1869, p. 11.

diejenigen Verbindungen die Pflanze mit Kohlenstoff nicht versorgen zu können, in welchen dieses Element nur an N- oder O-Atome gekettet ist, und vielleicht auch die H-haltigen Körper, an deren Aufbau nur 1 Atom C Theil hat[1]). Ueber Herstellung geeigneter Culturlösung ist § 50 zu vergleichen.

Nach der Abstammung der Nahrung kann man unter den Pilzen, in einem analogen Sinne wie bei den Thieren, von Pflanzenstoffen, Fleischkost oder gemischter Kost lebende Organismen unterscheiden. Unter den Phanerogamen gibt es zwar keine Pflanzen, welche

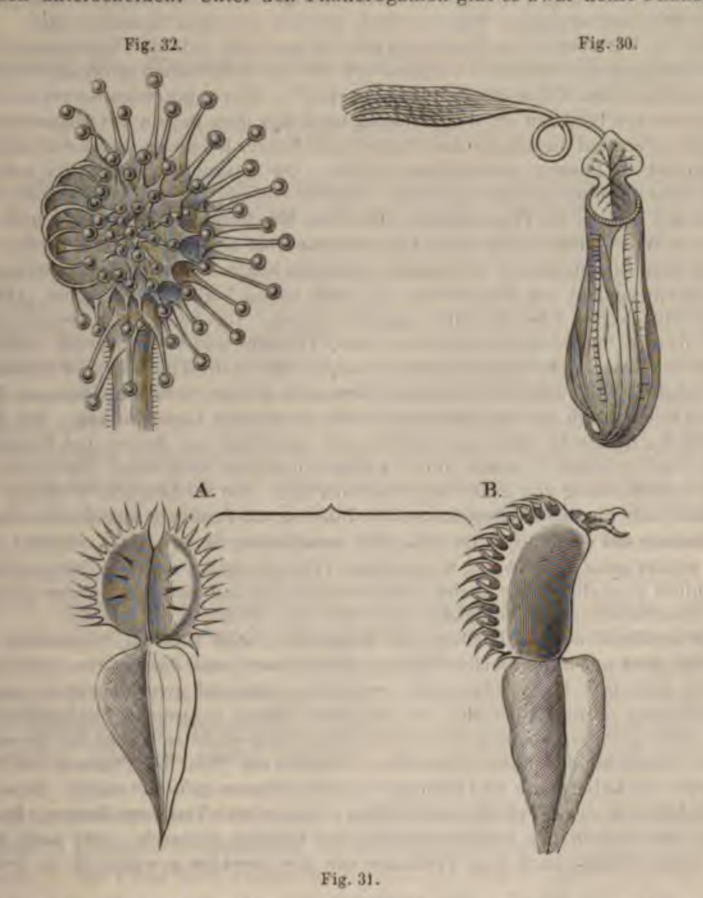


Fig. 30. Kanne von Nepenthes gracilis, verkleinert. — Fig. 31. Blätter von Dionaea muscipula. *A* geöffnet; auf jeder Blatthälfte sind die 3 reizempfänglichen Haare sichtbar. *B*. In dem zusammengeschlagenen Blatt ist ein Ohrwurm gefangen. — Fig. 32. Blatt von Drosera rotundifolia, vergr. Die Drüsenhaare der linken Seite sind durch Reiz nach Innen gebogen.

durchaus mit Fleischnahrung sich erhalten, jedoch können die in jüngerer Zeit oft besprochenen insektenverdauenden Pflanzen etwas Nahrung aus animalischen Organismen beziehen, ohne dieser nothwendig zu bedürfen. Auf das Fangen von Insekten können wir hier ebensowenig eingehen, wie auf die Mittel und Wege, vermittelst welcher ein parasitischer Pilz sein Nährsubstrat erreicht. Indem wir deshalb auf Darwin's[2]) ausführliches

1) Vgl. Nägeli, l. c. 5. Juli 1879, p. 283.
2) Insektenfressende Pflanzen, übers. von Carus 1876.

Werk und die Zusammenstellungen bei Drude[1] verweisen, beschränken wir uns hier auf die kurze Angabe, dass z. B. bei Nepenthes (Fig. 30) Insekten in den kannenförmigen, partiell mit Wasser gefüllten Schläuchen ersaufen, bei Dionaea (Fig. 31 A u. B), Aldrovanda durch plötzliches Zusammenschlagen des mechanisch gereizten Blattes Insekten gefangen werden und bei Drosera (Fig. 32) dieses geschieht, indem die Thierchen an dem klebrigen Secrete der Drüsenhaare haften bleiben, welche sich dann allmählich nach Innen zusammenneigen. Zum Fangen von Insekten sind demgemäss Einrichtungen angepasst, welche bei nicht fleischverdauenden Pflanzen auch anderen Zwecken dienstbar sind.

Auch die Verdauung von Insekten kann als spezieller Fall der Nahrungsaufnahme hier nur andeutungsweise behandelt werden, und sind die zahlreichen interessanten Einzelheiten in den ausführlichen Abhandlungen nachzusehen[2]. Als verdauendes Secret wird bei diesen fleischfressenden Pflanzen ein der Wirkung nach mit dem Pepsin des Magensaftes übereinstimmendes Ferment ausgeschieden, ferner freie Säure, bei deren Gegenwart allein eiweissartige Körper in Lösung übergeführt werden. Die ausgeschiedene Säure scheint durchgehends eine organische Säure zu sein, dieselbe soll bei Drosera rotundifolia nach Frankland (Darwin l. c. p. 78) Propionsäure oder eine Mischung von Essigsäure und Buttersäure sein, nach Will[3] findet sich auch Ameisensäure vor und nach Stein[4] ist bei Drosera intermedia freie Citronensäure vorhanden. Letztere kommt neben relativ viel Aepfelsäure in der Kannenflüssigkeit von Nepenthes vor, doch lassen Völker's[5] Analysen (1849) fraglich, ob diese Säuren frei oder als Salze gegeben waren. Das Secret von Dionaea würde nach Deivar[6] durch Ameisensäure angesäuert sein. Ferment und Säure werden entweder immer oder erst in Folge von Reizungen ausgeschieden, und in diesem Falle sind entweder nur gewisse stickstoffhaltige oder auch andere chemische Körper wirksam (Dionaea, Pinguicula), oder es erzielen auch mechanische Reize eine vermehrte Ausscheidung. Bei Dionaea beginnt durch chemische Reize gleichzeitig die Secretion von Säure und Pepsin, während letzteres bei Nepenthes[7] immer in der Kannenflüssigkeit sich findet, chemische Reize aber erst die Ausscheidung von freier Säure hervorrufen. Die verdauende Wirkung der Secrete beschränkt sich wie die des Pepsins auf die Bildung von Peptonen aus eiweissartigen Stoffen. Die Aufnahme der Peptone ergibt sich aber unmittelbar daraus, dass ein Blatt von Dionaea endlich wieder ganz abtrocknet, wenn einige Fibrinflocken von demselben verdaut wurden. Vermuthlich wird durch die an den secernirenden Theilen stets vorhandenen Drüsenhaare[2] sowohl Ausscheidung wie Aufnahme vermittelt (vgl. Pfeffer l. c., p. 983).

Von verschiedenen Beobachtern ist festgestellt, dass Dionaea, Nepenthes, Sarracenia, Pinguicula ganz gut ohne Fleischnahrung fortkommen und dessen also nicht nothwendig bedürfen, und da Schenk Aldrovanda vesiculosa während zwei Jahren in anorganischer Nährstofflösung cultiviren konnte, so hat diese Pflanze organische Stickstoffnahrung nicht nöthig. Ein gewisser Vortheil durch Fleischnahrung ergibt sich aber für Drosera rotundifolia aus vergleichenden Culturversuchen, in denen ein Theil der Pflanzen von Fr. Darwin[8] mit Fleisch, von Kellermann und Raumer[9] mit Blattläusen gefüttert wurde. Diese gefütterten Pflanzen bildeten etwas reichlicher Blüthen, Samen und Trockensubstanz. Beschränkt ist übrigens der Nutzen der Insektennahrung bei Dionaea dadurch, dass nach Munk[10] die Blätter dieser Pflanze nach dem Verdauen von drei Insekten gewöhnlich zu Grunde gehen.

---

1) Die insektenfressenden Pflanzen in Encyklopädie d. Naturw. 1879, I, p. 113.

2) Ausser den schon citirten sei hingewiesen auf Pfeffer, Ueber fleischfressende Pflanzen in Landwirthschaftl. Jahrbüchern 1877, Bd. 6, p. 969; Cramer, Ueber die insektenfressenden Pflanzen 1877.

3) Bot. Ztg. 1875, p. 716. 3) Bericht d. chem. Ges. 1879, Bd. 12, p. 1603.

4) Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes 1872, p. 25.

5) Mitgetheilt bei Balfour, Garndner chronicle 1875, II, p. 67.

6) v. Gorup-Besanez, Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, p. 673. — Vgl. Vines, Botan. Jahresbericht 1876, p. 935.

7) Ueber deren Bau vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 389.

8) Experiments on the nutrition of Drosera, Separatabz. aus Linn. Soc. Journal 1878, Bd. 17.

9) Bot. Ztg. 1878, p. 209.

10) Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 99.

Wenn auch schon im vorigen Jahrhundert das Fangen von Insekten und bis zu gewissem Grade das Verdauen beobachtet war, so hat doch Ch. Darwin das Verdienst, die Eigenheiten unserer Pflanzen richtig aufgedeckt zu haben. Wie hier nur ein spezieller Fall eines verbreiteten Modus der Nahrungsaufnahme vorliegt, wurde umfassend wohl zuerst in meiner citirten Abhandlung dargelegt. — Welche Pflanzen bis dahin als sichere oder zweifelhafte Insektenverdauer bekannt sind, findet sich bei Drude zusammengestellt.

Abschnitt III. Die Synthese stickstoffhaltiger Körper.

Das nutzbare Nährmaterial.

§ 48. Für jeden vegetabilischen Organismus ist Stickstoffnahrung unentbehrlich, da einmal an dem Aufbau des lebendigen Zellorganismus, des Protoplasmas, Proteinstoffe Theil haben, und überhaupt mannigfache organische Stickstoffverbindungen in der Pflanze gefunden werden. Im Allgemeinen bedarf aber die Pflanze der Zufuhr organischer Stickstoffverbindungen von Aussen nicht, weil die lebendigen Zellen befähigt sind, aus anorganischen Stickstoffverbindungen, aus Salpetersäure und Ammoniak, die geeigneten stickstoffhaltigen organischen Körper aufzubauen, wenn ausserdem stickstofffreie organische Nahrung zur Verfügung steht, gleichviel ob diese in der Pflanze aus Kohlensäure producirt oder von Aussen aufgenommen wurde. Indess sind verschiedene organische Stickstoffverbindungen geeignet, den Pflanzen ebenso gut oder noch besser als anorganische Stickstoffverbindungen zur Nahrung zu dienen, und einzelne Organismen, wie die Milzbrandbakterien (§ 47), können nur mit bestimmter organischer Stickstoffnahrung fortkommen, während die meisten Pflanzen, insbesondere auch die chlorophyllführenden, mit salpetersauren Salzen vortrefflich gedeihen und von organischer Stickstoffnahrung keinen besondern Vortheil zu haben scheinen. Spezifische Unterschiede machen sich aber auch hinsichtlich der anorganischen Stickstoffnahrung darin geltend, dass Salpetersäure eine brauchbare Nahrung für Sprosspilze nicht ist, wohl aber Ammoniak, welches dagegen andere Pflanzen meist weniger gut als Salpetersäure zu ernähren vermag.

Dass ohne eine nutzbare Stickstoffverbindung Pflanzen nicht gedeihen, ist von zahlreichen Forschern constatirt, nachdem Boussingault[1]) für Blüthenpflanzen, Pasteur[2]) für Pilze den exakten Beweis geliefert hatten. Auf Kosten des in einem Samen aufgespeicherten Stickstoffmaterials entwickelt sich natürlich die Pflanze bis zu einem gewissen Grade, doch hatte z. B. in einem Versuche Boussingault's Helianthus argophyllus ohne Stickstoffnahrung in 77 Tagen nur das 4,6 fache Trockengewicht gebildet, während diese Pflanze unter den gleichen Bedingungen, aber mit Zusatz von Salpeter cultivirt, 198mal soviel Trockensubstanz als der Same aufzuweisen hatte. Da der Stickstoff nur einen Bruchtheil der Trockensubstanz ausmacht, so wird diese begreiflicherweise schon erheblich gesteigert, wenn eine geringe und zu normaler Entwicklung unzu-

1) Agronomie, Chimie agricole etc. 1860, Bd. I, p. 198. — Auch Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 1.
2) Annal. d. chim. et d. phys. 1862, III sér., Bd. 64, p. 106.

reichende Stickstoffzufuhr geboten wird[1]. Ein einfaches Verhältniss zwischen Stickstoffzufuhr und Trockensubstanz ergaben die bezüglichen Versuche nicht, und ein solches kann einfach deshalb nicht bestehen, weil eine Pflanze über ein gewisses Maass hinaus, auch in den besten Culturbedingungen, nicht zu wachsen und zu produciren vermag.

Schon aus dem eingeschränkten Fortkommen bei Mangel von Stickstoffverbindungen im Nährboden ist zu entnehmen, dass die Pflanzen freien Stickstoff, mag dieser in Gasform oder in Wasser gelöst geboten sein, sich nicht nutzbar machen können, und zahlreiche exakte Untersuchungen haben dieses bestätigt. In der Pflanze wird dabei eine haushälterische Oekonomie mit dem einmal aufgenommenen Stickstoffvorrath getrieben, so dass, wenn nicht Organe absterben oder abgestossen werden, trotz mannigfacher und oft tiefgreifender, übrigens nie Stickgas liefernder Metamorphosen der Proteinstoffe oder anderer Stickstoffverbindungen doch stickstoffhaltige Körper nicht oder nur ganz untergeordnet nach Aussen abgegeben werden, der Stickstoffgehalt also, sofern Zufuhr abgeschnitten ist, sich annähernd constant erhält. Die stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukte in der Pflanze sind übrigens zumeist solche, welche, von Aussen dargeboten, eine für die Pflanze nutzbare Stickstoffnahrung abgeben und deshalb auch, ohne aus der Pflanze auszutreten, wieder von neuem zum Aufbau von eiweissartigen oder anderen Stoffen Verwendung finden. Organische Stickstoffnahrung werden unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen der Regel nach nur die auf todten animalischen oder vegetabilischen Massen oder in lebenden Organismen wachsenden Pflanzen gewinnen, obgleich die meisten derselben sicher mit anorganischer Nahrung gut fortkommen. Als solche werden den Land- und Wasserpflanzen in Wasser gelöst vorwiegend Salze der Salpetersäure, spärlicher des Ammoniaks zugeführt, und höchstens nebenbei wird etwas gasförmiges Ammoniak der Luft direkt entnommen. Der in den Aufbau der Proteinstoffe eintretende Schwefel wird gewöhnlich in Form von Sulfaten in die Pflanze geschafft, und Phosphate liefern die Phosphorsäure, die zwar nicht zur Constitution der Eiweissstoffe gehört, jedoch in Verbindung mit dieser allgemein im Organismus gefunden wird.

Zur Bildung stickstoffhaltiger Substanzen sind chlorophyllfreie und chlorophyllführende Pflanzen gleich gut befähigt, sobald die nöthigen Componenten, organisches Material und Salze der Salpetersäure oder des Ammoniaks, vorhanden sind. Die Produktion organischer Stoffe durch Kohlensäurezersetzung kommt für diese Synthese organischer Stickstoffsubstanz nur insofern in Betracht, als durch dieselbe das als Ausgangspunkt dienende organische Material geschaffen wird. Ausser von dem Prozess der Kohlenstoffassimilation ist die Bildung organischen Stickstoffmateriales auch direkt unabhängig vom Licht, wie das im Dunklen normale Gedeihen von Pilzen beweist, wenn etwa Zucker, Aschenbestandtheile und Salpetersäure als Nahrung geboten sind.

Grüne Pflanzen gedeihen aber schon, wenn nur Aschenbestandtheile ihnen zugeführt werden, da ja die nöthige stickstofffreie organische Substanz im Licht

---

1) Experimente dieser Art angestellt von Boussingault l. c. p. 233; Hellriegel, Jahrb. d. Agrikulturchemie 1868—69, p. 247; Ritthausen, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 384; Fittbogen, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, p. 146.

durch Kohlenstoffassimilation erzeugt wird. Algen, die nur chlorophyllführende Zellen aufzuweisen haben, lehren ferner, dass auch grüne Zellen organische Stickstoffnahrung zu bilden vermögen, da jene am Licht in einem Wasser fortkommen, welches nur anorganische Stoffe, unter diesen Stickstoffverbindungen, als Nahrung bietet[1]. Ein direkter Einfluss des Lichtes auf den Bildungsprozess der Stickstoffsubstanz ist bis dahin unbekannt, denn mangelhafte Erzeugung stickstofffreier Nahrung oder gehemmte Entwicklung scheint in allen Fällen die Ursache zu sein, dass im Dunklen die Synthese organischer Stickstoffsubstanz eingeschränkt wird. Auch ist Sauerstoffathmung zur Bildung von Proteinstoffen nicht nöthig bei denjenigen Spaltpilzen, welche ohne Sauerstoff in geeigneter Nährlösung sich reichlich vermehren und sicher also Eiweisskörper zum Aufbau des Protoplasmas bilden müssen. — Ob, wie die Pflanzen, auch niedere Thiere Eiweisskörper aufbauen, ist noch nicht kritisch untersucht, jedoch kaum zu bezweifeln[2], während für hoch entwickelte Thiere Proteinstoffe und Peptone als Nahrung nicht entbehrt werden können[3].

Stickgas wird nicht verarbeitet. Die gasometrischen Messungen Saussure's[4] konnten wohl die irrigen Anschauungen über die ausgedehnte Verwendung von Stickgas in der Pflanze widerlegen, die exakten Beweise aber, dass die Pflanze Stickgas überhaupt nicht direkt verarbeiten kann, wurden erst durch die von Boussingault angestellten Versuche geliefert. Zu diesen wurde durch Controle des Stickstoffgehaltes des Samens und der Ernte constatirt, dass letztere nur soviel Stickstoff enthielt, als im gebundenen Zustand im Samen vorhanden und eventuell von Aussen zugeführt worden war. Da die Pflanze kleine Mengen von Stickstoffverbindungen der Luft entnehmen kann, so lieferten die an freier Luft vorgenommenen Versuche einen wenn auch nur geringen Stickstoffgewinn in der Pflanze[5], welcher indess in den weiterhin in ammoniakfreier Luft angestellten Experimenten wegfiel[6]. In diesen befand sich die Pflanze unter einer mit säurehaltigem Wasser gesperrten Glocke (1851—52) oder in einem geschlossenen Glasballon (1853) und erhielt zeitweise Kohlensäure zugeführt, endlich wurden dann auch (1854) Experimente in einem Glaskäfig ausgeführt, in welchem ammoniakfreie Luft während des Versuches circulirte. Als Culturboden diente zumeist ausgeglühter Bimsstein, welchem die nöthigen Aschenbestandtheile zugesetzt worden waren, und ebenso wurde dafür Sorge getragen, dass der Blumentopf, sowie das zugeführte Wasser keine Spur von Stickstoffverbindungen enthielt. Bestimmt wurde der Stickstoffgehalt in der Ernte, im Boden und im Samen und dieser Befund verglichen mit dem Stickstoffgehalt der Aussaat, der natürlich nur in anderen Samen ermittelt werden konnte, welche den zum Experiment verwandten möglichst gleichartig waren[7]. Als Beispiel seien hier die Resultate zweier unter Luftwechsel mit Phaseolus nanus angestellter Versuche mitgetheilt.

---

1) Bineau, Annal. d. chimie et d. physique 1856, III sér., Bd. 46, p. 60.

2) Positive Angaben für Infusorien macht Morren, Compt. rend. 1854, Bd. 38, p. 932.

3) Rudzki's anders lautende Angaben fand Oertmann (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1877, Bd. 15, p. 369) nicht bestätigt.

4) Rech. chimiqu. 1804, p. 206. — Saussure (Mém. d. l. soc. d. physique d. Génève 1833, Bd. 6, p. 550) hat weiterhin Fixation von Stickstoff in den unter bestimmten Bedingungen keimenden Samen angenommen.

5) Annal. d. chimie et d. physique 1838, II sér., Bd. 67.

6) Agronomie, chimie agricole etc. 1860, Bd. I, p. 1 ff. Diese Arbeiten finden sich theilweise in Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV sér., Bd. I, p. 241; ebenda 1855, IV sér., Bd. 4, p. 32.

7) Die Stickstoffbestimmungen mit Natronkalk sind übrigens nicht einwurfsfrei, vgl. Ritthausen, Archiv f. Physiologie v. Pflüger 1878, Bd. 16, p. 293.

Dauer des Versuchs	Zahl der Samen, resp. Pflanzen	Trockengewicht		a. N in Samen	b. N in Pflanze	Differenz b—a	Während d. Versuchs durch den Apparat circulirte Luft
		des Samens	der Pflanze				
3 Monat	1	0,748 gr	2,847 gr	0,0335 gr	0,0341 gr	+0,0006	54 000 Litre
2 Monat und 1 Woche	2	1,510 »	5,15 »	0,0676 »	0,0666 »	—0,0010	55 500 »

Ebenso lieferten andere Versuche mit Bohne, Lupinus, Lepidium, Hafer nur innerhalb der unvermeidlichen Fehlergrenzen liegenden Gewinn oder Verlust an Stickstoff. Da in obigem Versuche die Bohnen bis zum Blühen kamen, so folgt, dass weder in jugendlichen noch in älteren Entwicklungsstadien Stickstoff in der Pflanze fixirt wird. Dasselbe ergibt sich aus anderen Experimenten, in denen unter Zugabe bekannter Mengen anorganischer Stickstoffverbindungen die Pflanzen zu üppiger Entwicklung gebracht wurden. Solche Versuche wurden in ausgedehntem Maasse, zumeist unter Verwendung geglühter thoniger Erde als Culturboden von Lawes, Gilbert und Pugh[1]) angestellt. Mit gleicher Sorgfalt, wie diese Experimente, sind kaum die Versuche von Mène[2]), Harting[3]), Cloez und Gratiolet[4]) und Bretschneider[5]) ausgeführt, welche übrigens gleichfalls die Unfähigkeit der Pflanze, Stickgas zu assimiliren, ergaben. Dem gegenüber müssen die gegentheiligen Befunde Ville's[6]) entweder fehlerhaft ausgeführt sein (und die im Commissionsbericht[7]) sich findenden Bemerkungen über den Stickstoffgehalt des zum Begiessen angewandten Wassers sind nicht gerade Vertrauen erweckend), oder es muss den Pflanzen eine Stickstoffzufuhr durch Entstehung von Stickstoffverbindungen im Boden geboten worden sein. Die Annahme Roy's[8]), nur das in Wasser gelöste Stickgas werde von der Pflanze verarbeitet, scheint kaum experimentell begründet worden zu sein und wird durch die oben erwähnten Versuche ohnehin widerlegt. — Dass auch niedere Organismen Stickgas nicht assimiliren, geht aus Versuchen Boussingault's[9]) hervor, in welchen geronnene Milch der Nährboden für Penicillium (und wohl zugleich für Spaltpilze) war. Darnach muss Jodin's[10]) entgegengesetzte Behauptung irrig sein, während Experimente von F. Sestini und G. del Torre[11]) schon der methodischen Ausführung halber nichts Entscheidendes aussagen können.

Stickgas wird nicht abgegeben. Die mitgetheilten Versuche zeigen zugleich die bedeutsame Oeconomie an, welche die Pflanze mit Stickstoffverbindungen treibt, indem die überwiegende Stickstoffmenge in der Pflanze, nur geringe Quantitäten im Boden gefunden wurden. Diese rühren offenbar ganz wesentlich von abgestorbenen Wurzeltheilen her, doch kommt Abgabe kleiner Mengen löslicher Stickstoffverbindungen thatsächlich vor, und es kann deshalb nicht Wunder nehmen, wenn eine im stickstofffreien Substrate erzogene Pflanze etwas weniger Stickstoff als der Samen enthält. Uebrigens pflegt dieses Deficit auf ein Minimum eingeschränkt und zuweilen auch gar nicht vorhanden zu sein[12]). Zur Ausgabe von Stickstoff führt auch die Secretion stickstoffhaltiger Fermente, doch kommt auch Abgabe flüchtiger Stickstoffverbindungen vor. Diese Ausgabe ist bei Chenopodium vulvaria[13]) und Blüthen von Crataegus oxyacantha ansehnlich genug, um durch Bildung

1) Philosophical Transactions 1862, Bd. 151, p. 431.
2) Compt. rend. 1851, Bd. 32, p. 180. 3) Ebenda 1855, Bd. 41, p. 942.
4) Annal. d. chim. et d. physique 1851, III sér., Bd. 32, p. 41.
5) Jahresb. d. Agrikulturchemie 1861—62, p. 123.
6) Compt. rend. 1852, Bd. 35, p. 464 u. 1854, Bd. 38, p. 703 u. 723, sowie in Rech. expérimentales 1853 u. 1857.
7) Compt. rend. 1855, Bd. 41, p. 757. 8) Ebenda 1854, Bd. 39, p. 1133.
9) Agronomie etc. 1861, Bd. 2, p. 340. 10) Compt. rend. 1862, Bd. 55, p. 612.
11) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 8.
12) Thatsachen liefern u. a. Schröder, Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 493 (Schminkbohne); Karsten, ebenda 1870, Bd. 13, p. 176; Sachsse, Keimung von Pisum sativum 1872; Detmer, Physiol.-chem. Unters. über Keimung 1875, p. 68; Schulze u. Urich, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V, p. 821 (Lupinus).
13) Chevalier, Annal. d. scienc. naturell. 1824, Bd. 1, p. 444.

von Dämpfen bemerklich zu werden, wenn ein mit Salzsäure befeuchteter Glasstab unter eine Glocke geführt wird, in welcher die genannten Pflanzen einige Zeit verweilten. Nach Wicke[1]) dürfte bei Chenopodium vulvaria der flüchtige Körper Trimethylamin sein, und dieser Körper oder andere flüchtige Stickstoffverbindungen sind wohl noch bei verschiedenen Pflanzen Ursache des Geruches. Die von Borscov bemerkte Abgabe von Ammoniak (oder flüchtigen Stickstoffverbindungen) durch Pilze ist nach Wolff und Zimmermann[2]) erst eine Folge eingetretener Fäulniss, auch scheint die von Löseke[3]) angegebene Blausäurebildung in Agaricus Oreades erst mit dem Absterben zu beginnen. Ebenso ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Ausgabe von Ammoniak aus keimendem Samen, welche einige Forscher[4]) beobachteten, andere aber nicht bestätigen konnten, auf Vorhandensein faulender Samen zu schieben ist. Immerhin sind dann die Fäulniss erregenden Spaltpilze im Stande, Ammoniakbildung zu veranlassen, und eine erneute Untersuchung wird erst zu entscheiden haben, ob nicht vielleicht bei Sauerstoffabschluss auch in Samen, Hutpilzen u. a. flüchtige Stickstoffverbindungen als Produkte intramolekularer Athmung auftreten.

Wird nun auch in keinem bis dahin bekannten Falle Stickgas in der lebendigen Pflanze gebildet, so entsteht solches doch sicher bei Verbrennung stickstoffhaltiger Körper, während dessen Auftreten bei Fäulnissprozessen noch nicht als sicher erwiesen anzusehen und jedenfalls nicht so allgemein ist, wie gewöhnlich angenommen wurde, da Hüfner[5]) bei bestimmten Fäulnissvorgängen gar keine Produktion von Stickgas nachweisen konnte. Solche Entstehung von Stickstoff fordert aber gewisse Rückbildungsprozesse von Stickstoffverbindungen, da diese sonst allmählich in einer für das Pflanzenleben unzureichenden Menge in der Natur vorhanden sein würden. Thatsächlich werden, wie schon Cavendish beobachtete, Oxydationsstufen des Stickstoffs bei elektrischen Entladungen in feuchter Luft gebildet, und wie Gewitter dürften wohl auch Vulkane einigen Antheil an Produktion von Stickstoffverbindungen haben, da solche nachweislich beim Verbrennen von Wasserstoff ihren Ursprung nehmen. Hat Schönbein's Annahme, beim Verdampfen von Wasser werde Stickstoff in Verbindung übergeführt, sich als irrig erwiesen, so ist über andere mögliche Regeneration von Stickstoffverbindungen in der Natur noch nicht definitiv entschieden[6]).

Die seit Mulder vielfach und so in jüngerer Zeit von Dehérain[7]) und Simon[8]) vertretene und durch Experimente gestützte Annahme, in Humusboden werde unter bestimmten Bedingungen Stickgas in organische Verbindung übergeführt, hat zwar keine Bestätigung durch andere exakte Forscher[9]) gefunden, doch dürfen wir die Möglichkeit solcher Fixation, auch wenn wir die Argumente der obengenannten Forscher nicht zureichend finden, doch nicht schlechthin verwerfen, da zu deren Realisirung, wie das auch Dehérain betont, ganz bestimmte und nicht immer erfüllte Bedingungen gehören können. Und an derartige Möglichkeiten müssen wir um so mehr denken, als nach Berthelot[10]) in bestimmten organischen Massen schon bei äusserst geringen elektrischen Wirkungen Stickgas in Verbindung übergeführt wird. Da unbekannt ist, welche Mengen von Stickgas in der Natur aus Verbindungen entstehen und umgekehrt durch elektrische Entladungen regenerirt werden, so lässt sich aus einer Bilanz nicht entnehmen, ob freier Stickstoff noch in anderer Weise als durch Gewitter in Verbindungen übergeführt werden muss.

Die Experimente Boussingault's und Anderer, welche keine Zunahme des Stickstoff-

1) Bot. Ztg. 1862, p. 393. 2) Ebenda 1871, p. 280.

3) Chem. Centralblatt 1871, p. 520.

4) Hosaeus, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1867, p. 100. Rauwenhoff (Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 219) fand NH_3 nur bei Erbsen nach beendigter Keimung. — M. Schulz (Journal f. prakt. Chem. 1862, Bd. 87, p. 129) gibt sogar Bildung von N an.

5) Journal f. prakt. Chem. 1876, N. F., Bd. 13, p. 292. Anderweitige Literatur bei König u. Kiesow, Landwirthschaftl. Jahrb. 1873, Bd. 2, p. 107.

6) Eine Zusammenstellung bei E. Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 695.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1873, V sér., Bd. 18, p. 177.

8) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 452.

9) W. Wolf, Annal. d. Landwirthschaft 1872, p. 191; Boussingault, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 477; Schlösing ebenda Bd. 83, p. 933.

10) Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 1283 u. in d. folgenden Jahrgängen. Annal. d. chim. et d. phys. 1878, V sér., Bd. 12, p. 445.

gehaltes der Pflanze ergeben, können in unserer Frage um so weniger als entscheidend angesehen werden, als in humusfreien Bodenarten cultivirt wurde. Wohl aber wird in allen Versuchsanstellungen die Möglichkeit einer indirekten Versorgung mit Stickstoffverbindungen, indem diese etwa im Substrate aus Stickgas entstehen, ins Auge zu fassen sein. Ebenso darf die Wirkung von Ozon oder nascirendem Wasserstoff in humusfreiem[1] und humushaltigem Boden nicht ohne weiteres als identisch angesprochen werden.

Werth verschiedener Stickstoffverbindungen als Nährmaterial. Durch Versuche Boussingault's[2] mit Kresse, Lupinen u. a. Pflanzen wurde definitiv entschieden, dass für Phanerogamen die Salpetersäure eine bessere Stickstoffquelle als Ammoniak ist, und deshalb mit jener die Pflanzen besser gedeihen und in gleicher Zeit ansehnlicheres Trockengewicht erzeugen, als mit Ammoniaksalzen, welche übrigens unter Umständen eine abschliessende Entwicklung einer Pflanze gestatten. Die Resultate dieser durch Cultur in Quarzsand, Bimsstein etc. ausgeführten Versuche haben weiterhin, insbesondere durch zahlreiche mit Hülfe der Wasserculturmethode ausgeführte Experimente Bestätigung gefunden[3]. Ob durch gleichzeitige Anwesenheit von Salpetersäure und Ammoniak ein Vortheil für die Pflanze entspringt, lassen die vorliegenden Experimente nicht beurtheilen. Saussure[4], welcher annahm, dass die Pflanze organischer Stickstoffverbindungen bedürfe, und Ammoniak als Lösungsmittel von Bodenbestandtheilen Vortheil biete, war ebenso im Irrthum wie Liebig[5], nach welchem organische Stickstoffverbindungen überhaupt nicht in der Pflanze verarbeitet werden, und Ammoniak die beste Stickstoffnahrung sein sollte. Für die Sprosspilze ist dagegen, wie durch Pasteur betont wurde, Ammoniak eine gute, dagegen nach A. Mayer[6] und Nägeli[7] Salpetersäure eine sehr schlechte Stickstoffnahrung. Die Salpetersäure ernährt wohl nach Nägeli die Spaltpilze, indess entschieden weniger gut als Ammoniak, für die Schimmelpilze endlich scheinen Ammoniak und Salpetersäure gleichwerthige Stickstoffnahrung zu sein[8], und auch der alkoholische Gährung erregende Mucor racemosus kommt nach Fitz[9] mit Nitraten gut fort. Die Salze der salpetrigen Säure haben sich zur Ernährung von Phanerogamen[10] und Schimmelpilzen ungeeignet[11] erwiesen, können aber von Spaltpilzen offenbar deshalb nutzbar gemacht werden, weil diese durch Reduktion nachweislich Ammoniak aus Nitraten wie aus Nitriten bilden[12].

Die Phanerogamen vermögen wohl verschiedene organische Stickstoffverbindungen zu assimiliren, kommen jedoch mit keinem der bisher benutzten Stoffe so gut wie mit Salpetersäure, meist nicht besser als mit Ammoniak fort, während die Pilze von gewissen organischen Stickstoffverbindungen entschiedenen Vortheil haben[13], und einzelne, wie früher bemerkt, solcher organischen Stickstoffnahrung bedürfen. Nach den zumeist mit Mais, Hafer, Roggen, Buchwaizen gewöhnlich in Wassercultur, theilweise auch in Sand angestellten Culturversuchen haben sich mehr oder weniger geeignet zur Assimilation in Phanerogamen erwiesen: Harnstoff, Glycocoll, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Guanin, Kreatin, Hippursäure, Harnsäure, Acetamid, Propylamin[14]. Diese Stoffe können sämmtlich auch Pilzen als Stick-

---

1) Mit negativem Resultate von Lawes, Gilbert, Pugh untersucht.

2) Agronomie, Chim. agricole etc. 1860, Bd. I, p. 154. Auch Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV sér., Bd. 4, p. 32, u. 1857, IV sér., Bd. 6, p. 1.

3) z. B. Rautenberg u. Kühn, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 355, Lucanus, ibid. 1865, Bd. 7, p. 364. Ausserdem kamen noch Hampe, Hosaeus, Birner, Lucanus u. A. zu gleichem Resultat.

4) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1842, Bd. 42, p. 286. 5) Ebenda p. 296.

6) Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 69.

7) Ernährung d. niederen Pilze. Sitzungsb. Bair. Akad. d. 5. Juli 1879, p. 281.

8) Pasteur, Annal. d. chim. et d. phys. 1862, III sér., Bd. 64, p. 106; Raulin, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 11, p. 226; Nägeli l. c.

9) Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, Bd. 8, p. 1540.

10) Birner u. Lucanus, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 128.

11) Raulin l. c. p. 229. 12) Nägeli l. c. p. 298. 13) Vgl. Nägeli l. c. p. 287.

14) Diese Versuche sind angestellt mit Wasserculturmethode von Hampe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 308, 1866, Bd. 8, p. 255, 1867, Bd. 9, p. 49, 1868, Bd. 10, p. 180, Knop u. Wolf, ibid. 1865, Bd. 7, p. 463 u. Chem. Centralblatt 1866, p. 744; Birner u. Lucanus, Ver-

stoffnahrung dienen, doch ist Kreatin nach A. Mayer[1]) für Hefe ein sehr schlechter Nährstoff, während Schimmelpilze, nach ihrem Auftreten in solcher Nährlösung zu urtheilen, damit fortkommen. Für Pilze sind ausserdem als brauchbare Stickstoffnahrung bekannt: Aethylamin[2]), Syntonin, Allantoin[3]), Methylamin[4]), Eiweissstoffe und Peptone. Wie weit diese für Phanerogamen geeignete Stickstoffnahrung sind, ist noch zu prüfen, doch dürften Eiweissstoffe die Blüthenpflanzen, abgesehen von den fleischverdauenden, nicht gut ernähren, weil sie nicht aufgenommen werden[5]). Deshalb sind eben auch die Eiweissstoffe eine ganz schlechte Nahrung für die nicht peptonisirenden Hefezellen, während sie nach Zusatz von Pepsin gut verwendbar sind[6]).

Die Aufnahmefähigkeit ist ja immer eine unerlässliche Bedingung für die Nutzbarmachung eines Stoffes, und die besonders reichlich Fermente ausscheidenden Spaltpilze müssen dieserhalb manche Körper als Nahrung benutzen können, die anderen Pflanzen unzugänglich sind. Gewisse Zerspaltungen kommen auch durch Phanerogamen zu Wege, da nach Wagner (1869) Hippursäure in das allein nutzbare Glycocoll und in Benzoesäure zerfällt. Die anderen organischen Nährstoffe scheinen in das Innere der Pflanze als solche zu gelangen, da wenigstens Harnstoff (Hampe 1867), Tyrosin (Wolff 1868) und Kreatin (Wagner 1870) innerhalb der damit ernährten Pflanze nachgewiesen werden konnten. Auch bleiben Salpetersäure und Ammoniak, soweit sie nicht consumirt werden, unverändert in der Lösung oder dem Nährboden, wenn Spaltpilze nicht hinzukommen, die allerdings, je nach Umständen, sowohl Ammoniak zu Salpetersäure zu oxydiren, als auch umgekehrt diese zu Ammoniak zu reduciren vermögen.

Unfähig zur Assimilation in Phanerogamen sind nach Knop und Wolf (1865) Nitrobenzoesäure, Amidobenzoesäure, Pikrinsäure, Thiosinamin, Morphin, Chinin, Cinchonin, Caffein, Ferrocyankalium, Ferridcyankalium. Soweit diese Körper auf ihren Nährwerth für Pilze geprüft sind (Caffein für Hefe von A. Mayer, Nitrobenzoesäure, Pikrinsäure, Chinin, Strychnin, Ferrocyankalium von Nägeli), haben sich dieselben gleichfalls ungeeignet erwiesen, doch kommt mit Pikrinsäure, Chinin und Strychnin eine ganz schwache Pilzvegetation zu Wege. Auf Blüthenpflanzen machten Ferrocyankalium, Ferridcyankalium und Thiosinamin einen direkt schädlichen Einfluss geltend, während die Gegenwart vom Cinchonin und Chinin ein Gedeihen mit anderen Stickstoffverbindungen nicht hinderte. Aus den schon bei organischer stickstofffreier Nahrung angedeuteten Gründen ist aus der chemischen Struktur kein bestimmter Schluss auf den Nährwerth eines Stoffes zu machen. Nach den vorliegenden Erfahrungen erscheinen Nitroverbindungen und Körper, in welchen der Stickstoff im Cyanradikal enthalten ist, für die Assimilation ungeeignet. Dass indess nicht alle Amidokörper geeignete Nahrung sind, zeigt u. a. das Caffein, welches als Zerspaltungsprodukte Derivate des Glycocolls und des Harnstoffes liefert. Uebrigens lehren die Erfahrungen mit Caffein und Alkaloiden zugleich, dass nicht alle Produkte des pflanzlichen Stoffwechsels geeignete Stickstoffnahrung sind.

Unter natürlichen Verhältnissen beziehen die Landpflanzen ihre Stickstoffnahrung wesentlich aus der Bodenlösung, doch werden wohl auch geringe Mengen gasförmigen Ammoniaks aufgenommen. Dass auf diesem Wege nicht sehr erhebliche Mengen gewonnen werden, ergibt sich aus der geringen Stickstoffzunahme in Pflanzen, welche in einem stickstofffreien Boden, gedeckt gegen Regen, an freier Luft erzogen wurden, wobei zudem der Boden Ammoniak zu absorbiren vermochte[7]). Wenn dieser Weg ausgeschlossen, vermögen übrigens die Pflanzen doch direkt etwas Ammoniak aus der Luft aufzunehmen, wie die

---

suchsstat. 1866, Bd. 8, p. 128; Beyer, ibid. Bd. 9, p. 480, Bd. 11, p. 270; W. Wolff, ibid. Bd. 10, p. 13; P. Wagner, ibid. Bd. 11, p. 292, Bd. 13, p. 69; Bente, Bot. Jahresb. 1874, p. 838. Mit Cultur in Sandboden Johnson, Versuchsstat. Bd. 8, p. 235, Ville, Compt. rend. Bd. 65, p. 32 u. (?) Cameron, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 145.

1) Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 61. — Nach A. Schulz (Bot. Jahresb. 1877, p. 85) soll Saccharomyces mycoderma Guanin u. Harnsäure nicht assimiliren.

2) Pasteur, Annal. d. chim. et d. phys. l. c. (1862),

3) A. Mayer l. c. 4) Nägeli l. c. 5) Bente l. c. fand Casein ungeeignet.

6) Vgl. Nägeli l. c., p. 302.

7) Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I, p. 117; Bretschneider, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 123.

bezüglichen Versuche von Sachs[1], A. Mayer[2] und Schlösing[3] erweisen. In normalem Culturboden steht im Allgemeinen den Blüthenpflanzen die für sie günstige Salpetersäure zu Gebote, weil diese sowohl aus verwesenden organischen Massen, als auch aus Ammoniak entsteht[4], und zwar durch einen Oxydationsprozess, welcher nach neueren Untersuchungen durch Spaltpilze vermittelt wird[5]. Das nur allmähliche Fortschreiten dieser Oxydation hat übrigens für die Stickstoffökonomie im Boden einen grossen Vortheil, da die Salpetersäure durch Wasser ausgewaschen wird, die organischen Stickstoffverbindungen des Bodens aber in Wasser unlöslich sind, und Ammoniak absorbirt und zurückgehalten wird. Eine Bilanz zwischen den mit meteorischen Niederschlägen u. s. w. dem Boden zugeführten und den mit Ernten dem Ackerboden entzogenen Stickstoffverbindungen kann als eine Frage von wesentlich praktischer Bedeutung hier nicht discutirt werden[6].

Die entstehenden Produkte.

§ 49. Da in einer aus Samen erzogenen Phanerogame oder in einer aus einer Spore erzogenen Pilzmasse, gegenüber den Keimorganen, ein Vielfaches von Proteinstoffen vorhanden ist, so kann deren synthetische Bildung in der Pflanze nicht zweifelhaft sein. Ausser den Eiweissstoffen finden sich in den Pflanzen in öfters erheblicher Menge andere organische Stickstoffverbindungen, wie z. B. Amide (Asparagin u. a.), welche allerdings in gegebenen Fällen, so beim Keimen der Samen von Leguminosen, durch Zerspaltung von Eiweissstoffen entstehen, jedoch in anderen Fällen wohl Produkte der Synthese sein mögen. Da nun solche Amide, sowohl wenn sie durch Zerspaltung in der Pflanze entstanden, als auch dann, wenn sie als Stickstoffnahrung der Pflanze von Aussen geboten werden, zur Bildung von Proteinstoffen geeignet sind, so liegt der Gedanke nahe, es möchten überhaupt solche einfache organische Stickstoffverbindungen, auch wenn Salpetersäure oder Ammoniak als Nährstoffe gegeben sind, zunächst in der Pflanze erzeugt, und weiter aus diesen, nöthigenfalls unter Mitwirkung stickstofffreier Körper, die ja thatsächlich sehr complex aufgebauten Eiweissmoleküle formirt werden.

Ausgeschlossen ist natürlich dann nicht, dass in dem einen Falle Eiweissstoffe sehr schnell ins Leben treten, in dem andern Falle der synthetische Prozess sich langsamer vollzieht und vielleicht gar nicht bis zur Bildung von Proteinstoffen führt. Eine bestimmte Einsicht in diesen Assimilationsprozess ist freilich bis dahin nicht gewonnen, und es lässt sich nicht sagen, ob jemals so schnell, wie die Stärke bei der Kohlenstoffassimilation, Proteinstoffe aus ihren entfernteren Componenten, etwa aus Salpetersäure und Zucker, erzeugt werden, oder ob sich die Synthese immer stufenweise abspielt. Auf den Mangel anderer organischer Stickstoffverbindungen in der Pflanze lässt sich in dieser Frage nicht wohl eine Antwort bauen, da jene früher vernachlässigt wurden, nach den Erfahrungen jüngerer Zeit in thätigen Pflanzenorganen aber sehr ver-

1) Jahresb. d. Agrikulturchem. 1860—61, p. 78.

2) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 329. 3) Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 700.

4) Vgl. Boussingault, Agronomie 1861, Bd. 2, p. 1; Knop u. W. Wolf, Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 67 u. 1863, Bd. 5, p. 137.

5) Schlösing u. Müntz, Compt. rend. 1877, Bd. 85, p. 1018 u. 1879, Bd. 89, p. 1047; Warington, Versuchsstat. 1879, Bd. 24, p. 161; Soyka, Zeitschrift f. Biologie 1878, Bd. 14, p. 449.

6) Vgl. A. Mayer, Agrikulturchem. 1876, II. Aufl., Bd. 1, p. 187.

breitet zu sein scheinen. Freilich könnten diese einfachern organischen Stickstoffverbindungen ebensowohl immer Produkte der Eiweisszersetzung sein, und so dürfen wir gerade diesen bestimmten Modus der Synthese von Proteinstoffen nicht als den einzig zulässigen hinstellen, um so weniger, als ja die Pflanzen mannigfache Stickstoffverbindungen zu verarbeiten vermögen.

Die Synthese organischer Stickstoffsubstanz ist eine Funktion des lebendigen Protoplasmakörpers, in dem sicher der ganze Prozess dann verläuft, wenn Zellsaft nicht vorhanden ist, während bei dessen Existenz es dahin gestellt bleiben muss, ob einzelne Phasen des Vorganges in dem Zellsaft sich abspielen können. Die Fähigkeit, Eiweissstoffe zu bilden, kommt, wie schon im vorigen Paragraphen bemerkt wurde, sowohl chlorophyllführenden als chlorophyllfreien Zellen zu. Doch ist mit den dort erwähnten Erfahrungen nicht ausgeschlossen, dass in höheren Pflanzen eine gewisse Arbeitstheilung hinsichtlich der Synthese von Proteinstoffen Platz gegriffen hat, selbst wenn jede einzelne Zelle zu solcher Produktion potentiell befähigt ist. Da in keimenden Lupinen und anderen Leguminosen das aus Reserveproteinstoffen entstehende Asparagin in wachsenden Wurzel-, Stengel- und Blatttheilen zur Regeneration von Proteinstoffen verwandt wird (vgl. § 60), so mögen auch wohl überhaupt verschiedene Organe in Phanerogamen Eiweissstoffe bilden. Nach einigen Erfahrungen über den Erfolg von Ringelungen scheint an der entwickelteren Pflanze in grünen Blättern eine ausgiebige Eiweisssynthese stattzufinden, und das gebildete Material von hier aus in den Cambiformzellen zu anderen Organen geleitet zu werden [1]. Die Vertheilung der Salpetersäure, welche, insbesondere wenn Nitrate reichlich im Substrate geboten sind, in ziemlicher Menge in den Pflanzen sich findet [2], spricht zu Gunsten einer solchen Proteinstoffproduktion in den Blättern, da wenigstens häufig, jedoch keineswegs immer, in den Blättern weniger Salpetersäure als in Stengeln und Wurzeln gefunden wurde [3]. Die einfache Constatirung dieser Vertheilung kann freilich als entscheidend nicht angesehen werden, da auch andere Ursachen als verstärkter Consum eine differente Vertheilung eines Stoffes in der Pflanze herbeiführen. So sind auch Schlüsse von grösserer Tragweite nicht darauf zu bauen, dass bei Ernährung mit organischen Stickstoffverbindungen Harnstoff von Hampe und Kreatin von Wagner wesentlich in Blättern, Tyrosin von Wolff allein in der Wurzel der in Wassercultur erzogenen Pflanzen aufgefunden werden konnten.

Zwar ist über die Constitution der Proteinstoffe in chemischer Hinsicht sehr wenig bekannt, doch ist soviel gewiss, dass dieselben ein sehr complicirt aufgebautes Molekül besitzen, und nach Schützenberger [4] würde es sich um ein complexes Ureid handeln. Nach den Zerspaltungsprodukten, die von diesem, theilweise auch schon von anderen Forschern [5])

---

1) Sachs, Flora 1862, p. 298.

2) Bullion nach Saussure, Rech. chim. 1804, p. 263; Dessaignes, Jahresb. d. Chemie 1854, p. 649; Boussingault, Agronom. 1860, Bd. I, p. 158; Sullivan, Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV. sér., Bd. 9, p. 293. Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1876, IX. Aufl., p. 46.

3) Zu vgl. Hosaeus, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1865, p. 87; Hoffmann, Archiv f. Pharmacie 1865, Bd. 122, p. 193; Frühling, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 9 u. 150; Sorokin, Bot. Jahresb. 1875, p. 871; Emmerling, Versuchsstat. 1880, Bd. 24, p. 136.

4) Chem. Centralblatt 1875, Nr. 39—41; Bot. Jahresb. 1876, p. 860.

5) Vgl. Sachsse, Chemie u. Physiologie d. Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 328.

erhalten wurden, sind als constituirende Gruppen in dem Eiweissmolekül u. a. enthalten Amidosäuren und andere Amidkörper, ferner eine Sulfosäure (Gruppe des Taurins) und ein Benzolderivat, das z. B. in dem als Zerspaltungsprodukt erhaltenen Tyrosin auftritt. Viele der Zersetzungsprodukte, welche auf künstlichem Wege erhalten werden, treten auch in der Pflanze auf (§ 59), und eine Zusammenfügung der nöthigen Componenten, resp. deren zuvoriges Entstehen wird man ins Auge zu fassen haben, wenn es sich um die Frage handelt, ob Eiweissstoffe successiv aufgebaut werden. Irgend eine bestimmte Hypothese lässt sich freilich in keiner Weise wahrscheinlich machen, und denkbar ist auch, dass gleichzeitig mit der Entstehung des Eiweisses, etwa aus Salpetersäure und Kohlehydraten, erst die Molekülverkettungen eintreten, auf welche die Zerspaltungsprodukte der Proteinstoffe hinweisen. Uebrigens stehen auch im Brenzcatechin, Phloroglucin, Gerbsäure u. a. präformirte Benzolderivate in der Pflanze zur Verfügung, und Sulfosäuren wird fernere Forschung, so gut wie im thierischen Organismus, auch in der Pflanze wohl als verbreitetere Produkte kennen lernen. Auch kommt offenbar eine Synthese auf dem durch die Zerlegung im Allgemeinen vorgezeichneten Wege zu Stande, wenn aus Asparagin, Tyrosin und anderen Stoffen Proteinkörper formirt werden. Dass es zu dieser Synthese bei Verwendung von Asparagin der Mitwirkung stickstofffreier Substanz bedarf, geht aus dem Verhalten von keimenden Lupinen in kohlensäurefreier Luft hervor, indem in diesen mit Unterdrückung der Kohlenstoffassimilation die Regeneration des durch Zerspaltung von Proteinstoffen in der Pflanze entstandenen Asparagins zu Eiweissstoffen unterbleibt[1]. Nach Nägeli's[2] Erfahrungen ist Asparagin allein auch für Schimmelpilze kein zuträgliches Nahrungsmittel, während diese mit manchen anderen Stickstoffverbindungen als einziger organischer Nahrung gut fortkommen. Wollte man aber auf Grund solcher Erfahrungen etwa weiter folgern, dass bei Ernährung von Pilzen mit äpfelsaurem Ammoniak zunächst das Amid jener Säure, das Asparagin, entstehe, so würde man damit schwerlich den in der Pflanze thatsächlich sich vollziehenden Vorgängen näher getreten sein[3].

Je nachdem aus diesen oder jenen Stoffen Eiweissstoffe formirt werden, müssen in der Gesammtkette der synthetischen Prozesse mindestens gewisse Unterschiede sich geltend machen. Das wird auch der Fall sein, wenn das eine Mal Ammoniak, das andere Mal Salpetersäure in Phanerogamen verarbeitet wird, denn wir haben durchaus keinen Grund zu der Annahme, dass zunächst aus Salpetersäure Ammoniak entstehe oder die umgekehrte Verwandlung vor sich gehe. Solche vorausgehende Bildung von Ammoniak muss im Gegentheil zurückgewiesen werden, weil die nachweislich in die Blüthenpflanzen eintretenden Ammoniaksalze eine weit weniger gute Stickstoffnahrung für Blüthenpflanzen sind, und auch den Sprosspilzen muss solche Fähigkeit abgehen, da sie mit Nitraten sich nicht zu ernähren vermögen. Die von Spaltpilzen thatsächlich ausgeführte Reduktion kennzeichnet also eine spezifische, aber nicht allen Pflanzen zukommende Eigenschaft, und ebenso ist es durch spezifische, uns unbekannte Qualitäten bedingt, dass Sprosspilze mit der besten Stickstoffnahrung der Phanerogamen nicht fortkommen. Uebrigens ist gelegentliche Entstehung von Ammoniak in Blüthenpflanzen, sei es durch Reduktion von Nitraten oder durch Zerspaltung organischer Stickstoffverbindungen, deshalb nicht ausgeschlossen[4].

Chemische Gleichungen haben als Mittel zur Veranschaulichung der Entstehung von Albuminaten aus anorganischen oder organischen Stickstoffverbindungen derzeit zu wenig Werth, um solche hier einer Discussion zu unterziehen[5]. Uebrigens sind auch Synthesen, welche eine äussere Arbeit fordern, keineswegs von vornherein auszuschliessen, da ja in der Pflanze durch Zerspaltungsprozesse, wie sie u. a. in der Athmung gegeben sind, Energie aktuell wird.

---

1) Pfeffer, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1873, p. 780. 2) L. c. p. 341.

3) Loew (Chem. Centralblatt 1880, p. 606) suchte jüngst die Eiweisskörper als condensirte und polymere Derivate eines Aldehyds der Asparaginsäure anzusprechen.

4) Vgl. Hosaeus, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1867, p. 100; Sabanin u. Laskovsky, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 407; E. Schulze u. W. Umlauft, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1876, Bd. 5, p. 854.

5) Vgl. z. B. A. Mayer, Agrikulturchemie 1876, II. Aufl., Bd. I, p. 155; Sachsse, Die Farbstoffe, Kohlehydrate u. s. w. 1877, p. 253; Nägeli l. c., p. 297.

Abschnitt IV. Die Aschenbestandtheile der Pflanze.

Die nothwendigen Elementarstoffe.

§ 50. Ausser Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel, deren Unentbehrlichkeit sich aus den vorigen Abschnitten ergibt, bedarf eine jede Pflanze auch einer gewissen Menge von anderen Elementarstoffen, und zwar sind dieses sämmtlich in der Asche zurückbleibende Körper. Da aber die Pflanzen auch Stoffe aufnehmen, deren sie nicht bedürfen, so konnte über die Unentbehrlichkeit nicht nach dem Vorkommen unter den Aschenbestandtheilen, sondern nur nach Versuchen entschieden werden, aus welchen sich ergab, dass bei Ausschluss des fraglichen Stoffes ein Gedeihen nicht möglich war. Nach solchen, übrigens mit mannigfachen Schwierigkeiten verknüpften Experimenten bedürfen nicht alle Pflanzen derselben Elementarstoffe, und insbesondere kommen Pilze in Nährlösungen fort, in welchen Blüthenpflanzen nicht die für sie unentbehrlichen Aschenbestandtheile finden.

Nach den bisherigen Erfahrungen sind für die Phanerogamen Kalium, Calcium, Magnesium und Phosphor unentbehrliche Aschenbestandtheile, während nach Nägeli[1]) Schimmelpilze, Spaltpilze und Sprosspilze mit weniger Elementarstoffen auskommen, indem Calcium, Magnesium, Strontium und Baryum sich gegenseitig vertreten können, und das Vorhandensein einer dieser alkalischen Erden ausreicht, um eine völlige Entwicklung zu gestatten. Ferner kann in Pilzen, nicht aber in Phanerogamen, Kalium durch Rubidium oder Caesium, nicht aber durch alkalische Erden ersetzt werden, und ebenso kommen Pilze dann nicht fort, wenn ihnen von Alkalien nur Natrium, Lithium oder Ammonium geboten werden. Die Pilze scheinen auch Eisen nicht zu bedürfen, welches wenigstens für chlorophyllführende Pflanzen unentbehrlich ist, während für die chlorophyllfreien Phanerogamen keine empirischen Erfahrungen vorliegen. Von anderen Elementarstoffen hat sich keiner als nothwendiger Aschenbestandtheil für eine Pflanze erwiesen; insbesondere ist das in den Pflanzen verbreitete und oft in sehr grosser Menge vorkommende Silicium entbehrlich, und ohne Natrium und Chlor haben auch solche Pflanzen erzogen werden können, welche von diesen Elementen an ihren natürlichen Standorten sehr viel aufnehmen.

In den Phanerogamen sind also Kalium, Magnesium, Calcium zu bestimmten, für den Organismus unentbehrlichen Funktionen nöthig, welche entweder in den Pilzen fehlen oder, was wahrscheinlicher scheint, mit den genannten substituirenden Elementen ausführbar sein müssen. Die Entbehrlichkeit des Eisens in Pilzen mag wohl mit dem Ausfall der Chlorophyllkörper zusammenhängen, da es nachweislich zur Bildung dieser unentbehrlich ist und übrigens durch Cobalt, Nickel, Zink oder einen anderen Stoff nicht ersetzt werden kann.

Können nun auch in Pilzen die alkalischen Erden und gewisse Alkalien sich vertreten, so kann doch nach chemischer und physikalischer Verwandtschaft von Körpern nicht auf Substitutionsfähigkeit geschlossen werden, wie

1) Sitzungsb. d. Bair. Akademie 5. Juli 1879, p. 340.

nicht nur die Erfahrungen mit Blüthenpflanzen, sondern auch mit Pilzen lehren, in welchen ja Kalium, Caesium und Rubidium nicht durch Natrium und Lithium ersetzt werden können. Warum in Phanerogamen Kalium nicht durch die anderen zuerst genannten Alkalien vertreten werden kann, und diese in Pilzen nicht durch Natrium und Lithium ersetzt werden können, sind Fragen, deren Beantwortung erst zu erwarten sein wird, wenn ein tieferer Einblick in die Molekularprozesse gewonnen ist, bei welchen die genannten Elemente mitwirken. Von diosmotischen Eigenschaften kann das differente Verhalten der fraglichen Elemente nicht herrühren, da u. a. Natrium nachweislich in erheblicher Menge in Zellen aufgenommen wird. Die Vermuthung Nägeli's (l. c. p. 348), dass die Salze von Kalium, Caesium und Rubidium, ihrer geringeren Affinität zum Wasser halber, zu bestimmten Umlagerungen im Organismus befähigt seien, die mit den wasserreichere Molekülverbindungen eingehenden Salzen der anderen Alkalien und der alkalischen Erden nicht vollbracht werden können, lässt sich zu einer wahrscheinlichen Hypothese auf Grund derzeitiger Erfahrungen nicht erheben.

Von unentbehrlichen Elementarstoffen findet sich sehr häufig in der Pflanze eine grössere Menge, als zu normalem Gedeihen durchaus nöthig ist. Diese Mehraufnahme ist aber jedenfalls durch irgend welche Vorgänge in der Pflanze verursacht, welche wohl sicher zum Theil sich auch dann vollziehen, wenn etwa die gerade nur nöthige Menge von Kalium zur Verfügung steht, und die unter solchen Umständen augenscheinlich dahin führen, dass andere Alkalien oder vielleicht auch alkalische Erden in vermehrter Menge in die Pflanze aufgenommen werden, also eine partielle Vertretung des Kaliums durch Natrium, des Magnesiums durch Calcium u. s. w. stattfindet. Deutet hierauf schon die bei verschiedenem Nährboden ungleiche Zusammensetzung der Asche hin (vgl. § 12), so sind als beweisend von O. Wolff[1]) angestellte Wasserculturversuche anzusehen, in welchen, bei sonst ganz gleicher Zusammensetzung der Nährlösung, Kalium zu $^1/_4$ bis $^7/_8$ durch Natrium ersetzt wurde, und mit Zunahme dieses letzteren in der Asche der geernteten Haferpflanze Kalium erheblich vermindert war, während die übrigen Aschenbestandtheile in procentisch ungefähr gleicher Menge sich fanden. Als z. B. in dem aufgelösten Salzgemenge 42,83 Proc. Kali und 7,03 Proc. Natron vorhanden waren, enthielt die Reinasche der geernteten Pflanze 50,28 Proc. Kali und 3,79 Proc. Natron, während 30,69 Proc. Kali und 22,04 Proc. Natron gefunden wurden, als ein Salzgemenge mit 11,65 Proc. Kali und 33,61 Proc. Natron angewandt worden war. Ein ähnliches Resultat lieferten auch die Versuche, in welchen Calcium partiell durch Magnesium vertreten war.

Ein für die Pflanze nothwendiger Elementarstoff (resp. dessen Verbindungen) ist eben nicht für alle Funktionen unentbehrlich, an welchen er im Stande ist Theil zu nehmen, und fernere Untersuchungen werden zu entscheiden haben, in welchen besonderen Vorgängen das Kalium durch Natrium oder sonst ein Element durch ein anderes ersetzt werden kann. Es ist z. B. nicht unwahrscheinlich, dass im Stoffwechsel gebildete organische Säuren durch verschiedene Basen neutralisirt werden können, und je nach den der Pflanze zur Verfügung stehenden Salzen eine grössere Menge eines bestimmten Alkalis oder einer al-

---

1) Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 370.

kalischen Erde zurückbehalten wird, wobei zugleich die fraglichen Basen als Transportmittel von aufzunehmenden Säuren bis zu einem gewissen Grade gleichwerthig sein mögen. Liebig[1]) war freilich im Unrecht, als er eine weitgehende gegenseitige Vertretung der Basen postulirte, welche ihm wohl namentlich deshalb wahrscheinlich schien, weil er geneigt war, in der Neutralisation von Säuren die einzige Rolle der Alkalien und alkalischen Erden zu sehen. Die schon von C. Sprengel[2]) ausgesprochene und bis in die jüngste Zeit herrschende Ansicht, eine jede gegenseitige Vertretung der Aschenbestandtheile sei unmöglich, entspricht nach den mitgetheilten Thatsachen freilich auch nicht dem wahren Sachverhalt.

Ein thatsächlich entbehrlicher Stoff kann immerhin noch nützlich für die Pflanze sein, und für das Fortkommen dieser ist es ohnehin nicht gleichgültig, in welchem Verhältniss und in welcher Verbindung die Aschenbestandtheile dargeboten, resp. aufgenommen werden. Ohne auf diesen Punkt näher einzugehen, mag daran erinnert werden, wie zwar Chlor für keine Pflanze nothwendig zu sein scheint, indess bei Mangel von Chloriden eine alkalische Reaktion in Wasserculturen eintreten, und so ein Absterben der Pflanzen erzielt werden kann (§ 12). Vielleicht ist auch die entbehrliche Kieselsäure in indirekter Weise von Vortheil, indem sie den Pflanzentheilen eine grössere Resistenz gegen Eingriffe, etwa gegen das Eindringen von Pilzen, verleiht[3]). Auch hat es Nägeli (l. c. p. 344 u. 365) unentschieden gelassen, ob Pilze gleich gut fortkommen, gleichviel welche der sich vertretenden alkalischen Erden ihnen geboten ist, während Caesium und Rubidium mindestens ebenso gut zu deren Ernährung geeignet sind, wie Kalium. Ob der Nutzen, welchen nach Salm Horstmar eine kleine Menge Fluor oder Lithium für das Gedeihen von Phanerogamen, und nach Raulin der Zusatz verschiedener Stoffe für das Gedeihen von Schimmelpilzen haben soll, nicht durch andere Verhältnisse, als durch die Gegenwart an sich unnöthiger Stoffe bedingt wurde, muss dahin gestellt bleiben. Dass derartige Wirkungen möglich sind, können die Sprosspilze zeigen, welche nach Zusatz von etwas Pepsin mit ihnen sonst nicht zugänglichen Eiweissstoffen sich zu ernähren vermögen.

Die Aschenbestandtheile machen gewöhnlich nur einen kleinen Theil der Trockensubstanz, zumeist zwischen 1 bis 10 Procent, aus, können indess gelegentlich auch bis auf 30 Procent und vereinzelt noch höher steigen[4]). Bei derselben Pflanzenart kann die Menge der Gesammtasche und ebenso deren Zusammensetzung in weiten Grenzen schwanken, doch trifft man im Allgemeinen das nothwendige Eisen in nur geringer Quantität an, auch ist Schwefel zuweilen nicht reichlich vorhanden, während die entbehrliche Kieselsäure gelegentlich mehr als 50 Proc. der Asche ausmacht. Die Anhäufung eines Stoffes in der Pflanze zeigt nur an, dass derselbe aufgenommen und in unlösliche, resp. nicht

1) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, p. 87. — Ebenso Mulder, Physiol. Chemie 1844—51, p. 78.

2) Die Lehre vom Dünger 1839, p. 53.

3) So vermuthet Johnson, Wie die Feldfrüchte wachsen, übers. von Liebig 1872, p. 205.

4) Zahlreiche Belege bei E. Wolff, Aschenanalysen von landwirthschaftl. Produkten u. s. w. 1871.

diosmirende Form in der Pflanze verwandelt wird, während solche ansammelnde Ursache da nicht ausgiebig thätig ist, wo ein in die Pflanze eintretender Körper nur in Spuren sich in der Asche findet (vgl. § 12).

Ist aber auch die Menge von Eisen, dessen Phanerogamen, von Schwefel, dessen Pilze bedürfen, eine nur geringe, so sind diese Stoffe deshalb doch ebenso unentbehrlich wie andere Stoffe, von denen die Pflanze als Minimum ein weit grösseres Quantum zur Verfügung haben muss[1]. Im Allgemeinen ist es schwieriger, die Nothwendigkeit eines Stoffes, von dem nur kleine Quantitäten nöthig sind, empirisch darzuthun. Denn mit einer nur geringen Stoffmenge, welche allenfalls in der Nährlösung als Verunreinigung geboten ist, und die unvermeidlich in den Samen oder Sporen sich findet, kann eine eventuell weitgehende Produktion erreicht werden. So ergrünen noch die ersten 2 oder 3 Blätter einer ohne Eisen erzogenen Maispflanze, und ohne Stickstoffzufuhr können Bohnenpflanzen das 4,2 fache der Trockensubstanz des ausgesäeten Samens erreichen[2]. Gänzlich ausschliessen kann man die für die Pflanze unentbehrlichen Stoffe auch in den Fortpflanzungsorganen nicht, doch ist es vortheilhaft, für entscheidende Versuche den fraglichen Aschenbestandtheil möglichst einzuschränken, indem man die Samen oder Sporen von Pflanzen verwendet, welche mit einer möglichst geringen Menge des auf seinen Nährstoffwerth zu prüfenden Elementes erzogen wurden, wie das Nägeli (l. c. p. 364) bei seinen Versuchen mit Penicillium glaucum that. Bleibt ein Elementarstoff nicht in den Organen, in welchen er thätig in den Stoffwechsel eingriff, fixirt, sondern wandert er weiterhin theilweise in andere noch wachsende Theile, so kann es bei solcher haushälterischen Verwendung eine Pflanze relativ weit mit einem kleinen Stoffquantum bringen. Thatsächlich werden u. a. Kalium, Phosphorsäure und Stickstoffverbindungen in erheblicher Menge aus älteren und dann zuweilen absterbenden Blättern in jüngere, noch wachsende Pflanzentheile translocirt.

Da auch ohne Zufuhr von Aschenbestandtheilen auf Kosten der in Samen u. s. w. enthaltenen Stoffe eine gewisse Entwicklung zu Wege kommt, ja eine Bohne es unter solchen Umständen bis zum Blühen bringt, so kann nicht ein gewisses Wachsen, sondern das Gedeihen und die Produktion, im Vergleich zu anderen normal ernährten Pflanzen, darüber entscheiden, ob der Pflanze die nöthigen Nährstoffe fehlen. Um über die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit eines Elementarstoffes ins Klare zu kommen, wird man diesen fern halten müssen, während alle übrigen Aschenbestandtheile der Pflanze zur Verfügung stehen, und überhaupt normale Ernährungsbedingungen geboten sind. Die Darbietung eines einzelnen Stoffes vermag dagegen über den Nährwerth dieses gar nichts auszusagen, da es zum Fortkommen der Pflanze des Zusammenwirkens verschiedener Elementarstoffe bedarf, und ein Stillstand der Entwicklung ja immer unvermeidlich ist, wenn auch nur eine der unerlässlichen Bedingungen nicht erfüllt ist, sowie ja auch eine Uhr zum Stillstand kommt, sobald nur eines der zum Betriebe nothwendigen Rädchen entfernt wird.

Diese Differenzmethode muss indess, gleichviel, ob man in festen Medien

---

1) Dass die Menge nicht entscheidend ist, hat schon Saussure (Rech. chim. 1804, p. 261) hervorgehoben.

2) Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I, p. 64.

oder in Wasser cultivirt, vorsichtig und kritisch gehandhabt werden, um in den Resultaten den wahren Effekt eines Nährstoffes, nicht etwa indirekte Wirkungen zu erhalten. So ist schon erwähnt, wie bei Ausschluss des an sich entbehrlichen Chlors die Nährlösung alkalisch werden, und hierdurch das Gedeihen der Pflanze beeinflusst werden kann. Ferner ist es auch durchaus nicht gleichgültig, in welcher Verbindung Basen oder Säuren der Pflanze geboten werden, und eine Aenderung in dieser Hinsicht wird ja jedesmal herbeigeführt, wenn eine Basis oder eine Säure durch eine äquivalente Menge einer anderen ersetzt wird. Es kann indess auf diese und andere Fehlerquellen hier nicht näher eingegangen werden, da dieselben mit den Verhältnissen variabel und diesen entsprechend in concreten Fällen in Rechnung zu ziehen sind.

Abgesehen von Sauerstoff, welcher auch als Element mit seinen Affinitäten in den Stoffwechsel der Pflanze eingreift, gelangen die Elementarstoffe durchgehends nur in Verbindungen zur Verarbeitung. Die Qualität dieser, auch wenn wir von unlöslichen oder in die Pflanze nicht aufnehmbaren absehen, ist aber keineswegs gleichgültig, wie die schon im vorigen Abschnitt behandelte Unfähigkeit der Hefezellen lehrt, die für Phanerogamen nutzbare Salpetersäure zu assimiliren. Spezifische Differenzen zeigen sich auch für die niederen Oxydationsstufen des Schwefels, die schweflige Säure und die unterschweflige Säure, deren Salze wohl für Pilze [1]), nicht aber für Blüthenpflanzen eine gute Nahrung sind, und gewisse Spaltpilze wenigstens scheinen auch Schwefelmetalle und Schwefelwasserstoff verwenden zu können, da dieselben diese Verbindungen produciren und bei deren Gegenwart recht gut fortkommen (vgl. § 69 u. 71). Ob die niederen Oxydationsstufen des Phosphors, welche von Phanerogamen nicht verarbeitet werden, den Pilzen zugänglich sind, ist unbekannt, doch können natürlich nur Verbindungen dieser Körper in Betracht kommen, da diese niederen Oxydationsstufen des Phosphors, wie auch die des Schwefels, im freien Zustand schädlichen Einfluss auf die Organismen haben. Allgemein nutzbare Oxydationsstufen der genannten Elemente sind Schwefelsäure und Phosphorsäure, welche indess begreiflicherweise im freien Zustand, wie auch Alkalien, das Leben der Pflanzen vernichten, sofern sie zu reichlich geboten sind. Uebrigens wird eine geringe saure Reaktion des Nährsubstrates von den meisten Pflanzen vertragen, und Spaltpilze vermögen auch in merklich alkalischer Lösung zu gedeihen, während die Wurzeln von Phanerogamen darin leicht Schaden nehmen und unter Bildung von Schwefeleisen zu Grunde gehen. Bei bestimmter Zusammensetzung der Nährlösung wird alkalische oder auch saure Reaktion mit der Verarbeitung der Nährstoffe herbeigeführt, und so unter Umständen durch die eigene Thätigkeit der Pflanzen eine Grenze des Gedeihens geschaffen. Es kommt dieses sowohl bei höheren Pflanzen vor, wie auch bei Pilzen, unter denen die Spross- und Spaltpilze durch Anhäufung von Gährprodukten nicht selten einen für ferneres Fortkommen ungeeigneten Boden bereiten, und dieser Umstand ist natürlich immer bei Herstellung einer Nährlösung in Betracht zu ziehen.

Im Allgemeinen werden die Aschenbestandtheile als Salze, entweder in anorganischer oder auch in organischer Verbindung, aufgenommen. Halten wir

---

1) Nägeli (l. c. p. 341).

uns nur an Nährlösungen mit anorganischen Salzen, so lehrt die Erfahrung, dass die Zusammensetzung dieser in ziemlich weiten Grenzen ohne Nachtheil für die Pflanzen schwanken darf, doch wird z. B. das Gedeihen gewöhnlich beeinträchtigt, wenn schwefelsaure oder phosphorsaure Salze zu sehr dominiren, während eine grössere Menge salpetersaurer Salze sich gewöhnlich günstig erweist. Der Regel nach empfiehlt es sich deshalb, Salpetersäure reichlicher als Schwefelsäure und Phosphorsäure, ferner von Basen Kali und Kalk in etwas grösserer Menge als Magnesia zu bieten, und von Eisen ein nur ganz geringes Quantum der Nährlösung zuzusetzen. Fast alle die Nachtheile, welche bei Culturen in Wasser oder in Sand aus der Qualität der zur Ernährung bestimmten Salze entspringen, fallen in einem absorbirenden Humusboden aus den § 11 hervorgehobenen Gründen hinweg, da in Folge der Bindungen und Umlagerungen, welche die Absorption herbeiführt, der Pflanze der Regel nach eine verdünnte und für Ernährung günstige Bodenlösung zur Verfügung steht.

Nachdem mit der Erkenntniss nicht weiter zerlegbarer Elementarstoffe die Chemie reformirt worden war, bedurfte es noch längerer Zeit, ehe die Annahme, die Lebensthätigkeit der Pflanzen vermöge Aschenbestandtheile, also Elemente aus Luft oder aus Wasser zu schaffen, allgemein beseitigt war. Mussten auch die Erfahrungen, welche Marggraf (1764), Wiegleb (1774), Senebier und insbesondere Saussure zu Tage gefördert hatten, den unbefangenen Forscher überzeugen, dass nur die von Aussen eingeführten Elemente in der Pflanze sich finden, so fand doch die gegentheilige, allerdings an Ansehen allmählich verlierende Annahme immer noch Vertreter und ist wohl gänzlich erloschen erst nach den exakten Experimenten von Wiegmann und Polstorff[1]), welche leicht durch Culturen in Platinschnitzeln, auch in Sand, nachweisen konnten, dass die aus Samen erzogenen Keimpflanzen nicht mehr und nicht weniger Aschenbestandtheile enthalten, als schon im Samen vorhanden waren[2]).

Klarere Vorstellung über die Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile in Pflanzen dürften wohl zuerst Senebier[3]) und Saussure[4]) gehabt haben, von welchen insbesondere der erstere das Hineinziehen der feuerbeständigen Elemente in den Stoffwechsel betonte und in dieser Hinsicht der folgenden Zeit voraus war, in welcher gar oft die Aschenbestandtheile nur als Reizmittel oder als Lösungsmittel für die in die Pflanze zu befördernden organischen Stoffe angesprochen wurden[5]). Einer korrekten Auffassung begegnen wir aber bei C. Sprengel[6]), welcher namentlich hervorhob, dass nicht alle in der Pflanze sich findenden Aschenbestandtheile nothwendige Nährstoffe sind, die nothwendigen feuerbeständigen Elemente aber eine spezifische Bedeutung haben und durch andere Elementarstoffe nicht ersetzt werden können.

Die Unentbehrlichkeit von Aschenbestandtheilen war im Allgemeinen durch die schon mitgetheilten Erfahrungen entschieden, welche der in der Pflanze vorkommenden Aschenbestandtheile aber nothwendig seien, wurde in systematischer Weise erst mit Hülfe der Differenzmethode von Salm Horstmar[7]) geprüft. Einzelne Versuche in dieser Richtung, aber nicht immer mit korrekter Fragestellung und Methode, waren schon von Cadet de Cassincourt[8]),

1) Ueber d. anorg. Bestandth. d. Pflanzen 1842.

2) In historischer Hinsicht vgl. Kopp, Geschichte d. Chemie 1845, III. Bd., p. 42 u. 259; Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 481 u. 566. Auch John, Ernährung d. Pflanzen 1819, p. 73.

3) Physiolog. végétale 1800, Bd. III, p. 28 u. 45.

4) Rech. chimiqu. 1804, p. 261.

5) Vgl. z. B. Meyen, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 120.

6) Die Lehre vom Dünger 1839, p. 1 ff., 351 ff., theilweise schon in Bodenkunde 1837, p. 414.

7) Versuche u. Resultate über die Ernährung d. Pflanzen 1856. Die in dieser Schrift zusammengefassten Arbeiten sind im Journal für prakt. Chem. 1849 (Bd. 46) bis 1855 (Bd. 64) publicirt.

8) Journal d. pharmacie 1818, p. 381.

John (l. c.), Boussingault[1]) u. A. angestellt, und die beiden letztgenannten Forscher verwandten auch lösliche Substanzen nicht abgebende Substrate als Culturboden. Als solcher kamen, nach Auskochen mit Säuren, Sand, Bergkrystallpulver und Zuckerkohle zur Anwendung, und in diesen mit Nährlösung durchtränkten Substraten wurden von Salm Horstmar in mit Wachs überzogenen Zinntöpfen die vergleichenden Culturversuche mit Samen angestellt. Ausser diesen Medien haben Bimsstein und Schwefel, am häufigsten übrigens Quarzsand Verwendung gefunden[2]), und Versuche in diesen können unter Umständen der Wassercultur vorzuziehen sein, welche zumeist freilich entschiedene Vortheile gewährt, da insbesondere der gänzliche Ausschluss von Aschenbestandtheilen leichter gelingt.

Die Wassercultur wurde methodisch bereits von Woodward[3]) verwandt, welcher das für damalige Zeit wichtige Faktum constatirte, dass Pflanzen besser in Flusswasser als in Regenwasser gedeihen, am besten aber in Wasser fortkommen, welches aus Erde lösliche Bestandtheile aufnehmen konnte. Auch wurden Culturversuche mit Zusatz von anorganischen Salzen von diesem Forscher angestellt, welche freilich keine hinsichtlich der Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile entscheidenden Resultate lieferten. Die einfache Erziehung von Pflanzen in Wasser, wie sie von Duhamel[4]) u. A. ausgeführt wurde, hat in methodischer Hinsicht, gegenüber den Versuchen Woodward's, wenig Bedeutung, und thatsächlich kam die vergessene Wassercultur zur Entscheidung bestimmter Ernährungsfragen erst wieder in Verwendung, nachdem Sachs[5]) auf die Bedeutung derselben hingewiesen hatte. Von Sachs[6]) wurden dann unter Benutzung zweier Lösungen, von denen jede nur einen Theil der Aschenbestandtheile enthielt, und welche wechselweise der Pflanze dargeboten wurden, Pflanzen mit günstigem Erfolge erzogen, ebenso von Knop[7]), der alle Aschenbestandtheile in eine Lösung vereinigte. Nach dieser Methode sind dann in der Folge sehr zahlreiche Versuche ausgeführt[8]), und für die verschiedensten Pflanzen ist es bei genügender Sorgfalt gelungen, in wässriger Nährlösung normal gedeihende Exemplare zu erziehen.

Die Ausführung einer Wassercultur wird durch die Fig. 33 A u. B veranschaulicht. Auf das zur Aufnahme der Nährlösung bestimmte Glasgefäss *g* ist ein Deckel (*d*) aus lackirtem Zinkblech oder besser aus Porzellan gebracht, in dessen mittlere Durchbohrung die Pflanze mit Hülfe eines halbirten Korkes eingesetzt wird, den man vortheilhaft zur Vermeidung von Schimmel mit Paraffin tränkt. In den meisten Fällen werden 1—5 Liter fassende Gläser ausreichen, doch hat Nobbe auch solche von 28 Liter Rauminhalt benutzt. Eine Verdunklung der Wurzeln wird durch Einsetzen der Culturgläser in geeignete Zinkblechcylinder oder auf andere Weise hergestellt. In diese Gläser setzt man die zuvor zwischen schwedischem Papier oder auf einem auf Wasser schwimmenden Drathnetz zum Keimen gebrachten Pflanzen mit der Wurzel ein, nachdem diese einige Centimeter Länge erreicht hat; zu weit in einem festen Substrate entwickelte Wurzeln zu nehmen, empfiehlt sich wegen des nicht seltenen Zugrundegehens derselben nicht (vgl. § 14).

Eine brauchbare Nährlösung erhält man z. B.[9]), indem man in Gewichtstheilen auflöst 4 Kalknitrat, 1 Kalinitrat, 1 krystallisirtes Magnesiasulfat, 1 Monokaliumphosphat[10]). Nachdem diese klare Lösung bis zur gewünschten Concentration verdünnt ist, fügt man 3 bis

---

1) Zuerst 1837 u. 1838. Vgl. Referat in Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I, p. 3.

2) Ueber Zubereitung eines solchen Cultursubstrates vgl. u. a. Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 81.

3) Philosophical Transactions 1699, Bd. 21, p. 208.

4) Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 160.

5) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1858, Bd. 26, p. 331.

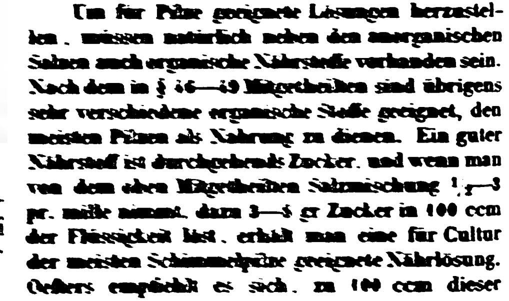
6) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 22 u. 224. 7) Ebenda 1861, Bd. 3, p. 295.

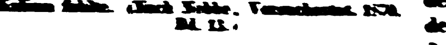
8) z. B. Stohmann, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 314; ferner zahlreiche Arbeiten von Nobbe, Wolf u. A., die im Jahresb. f. Agrikulturchem. (1861 ff.) verzeichnet sind.

9) Knop, Kreislauf des Stoffes 1868, p. 605.

10) Vortheilhaft stellt man sich eine Lösung her, welche 1 Th. des Salzgemisches in 50 Th. Wasser enthält, und gewinnt dann die Culturflüssigkeiten durch entsprechende Verdünnung jener.

6 Tropfen käufliche Eisenchloridlösung hinzu und thut gut, während der Cultur von Zeit zu Zeit, etwa durch einen eingeblasenen Luftstrom, den entstehenden Niederschlag aufzurühren. Man erhält übrigens mit anders zusammengesetzten Lösungen gleichfalls gute Resultate und kann die obige oder eine andere Mischung auch verwenden, um einzelne Aschenbestandtheile auszuschliessen, indem man z. B. an Stelle des Magnesiumsulfats eine äquivalente Menge Kaliumsulfat setzt oder für Kalinitrat Natronsalpeter substituirt[1]. Da bei zu verdünnter Lösung die Pflanze die nöthigen Aschenbestandtheile schwieriger aufzunehmen vermag, eine zu hohe Concentration aber das Fortkommen hindert, so gibt es eine übrigens nach Natur der Pflanze und der Salzmischung verschiedene optimale Concentration. Nobbe[2] fand u. a., dass in einer bestimmten Nährlösung mit einem Salzgehalt von $^1/_{10}$ pr. mille Buchweizen nur kümmerlich fortkam, mit $^1/_2$ pr. mille indess gut gedieh, und bei 5 pr. mille das grösste Erntegewicht erreicht wurde, während dieses bei Gerste in einer Lösung mit 3 pr. mille eintrat. Im Allgemeinen wird es sich empfehlen, eine Lösung mit einem Salzgehalt von 1—2 pr. mille zu verwenden und, mit Rücksicht auf die mit der Cultur sich ändernde Zusammensetzung der Lösung, eine nicht zu geringe Menge dieser zu bieten, resp. nöthigenfalls eine Erneuerung der Lösung vorzunehmen. Auch kann es vortheilhaft sein, der jungen Keimpflanze und späterhin der zur Samenbildung sich anschickenden Pflanze eine verdünntere Lösung oder auch nur Wasser zu bieten. Alkalische Reaktion der Nährlösung, welche zum Absterben der Wurzeln und zur Ausscheidung von Schwefeleisen führt[3], muss durch Ansäuern reparirt, resp. durch Zugabe von Chlormetallen vermieden werden.





B. A.

Fig. 22. Buchweizen in Wassercultur erzogen. A entwickelte sich in einer guten Nährlösung, während die Pflanze bei B sehr klein blieb, weil Kalium fehlte. (Nach Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13.)

Um für Pilze geeignete Lösungen herzustellen, müssen natürlich neben den anorganischen Salzen auch organische Nährstoffe vorhanden sein. Nach dem in § 46—49 Mitgetheilten sind übrigens sehr verschiedene organische Stoffe geeignet, den meisten Pilzen als Nahrung zu dienen. Ein guter Nährstoff ist durchgehends Zucker, und wenn man von der oben mitgetheilten Salzmischung $^1/_2$—3 pr. mille nimmt, dazu 3—5 gr Zucker in 100 ccm der Flüssigkeit löst, erhält man eine für Cultur der meisten Schimmelpilze geeignete Nährlösung. Oefters empfiehlt es sich, zu 100 ccm dieser Nährlösung etwa 0,1—0,6 gr weinsaures Ammoniak zu setzen.

Die von Pasteur[4] in gewissen Fällen angewandte Nährflüssigkeit bestand aus 100 ccm Wasser, 10 gr Rohrzucker, 0,1 gr weinsaures Ammoniak und der Asche von 1 gr Hefe (un-

---

1 Vgl. z. B. Knop l. c., u. Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 331.

2 Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 40 u. 343. — In Sand vertragen die Pflanzen höhere Concentrationen. Vgl. Hellriegel, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 115.

3 Stohmann, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 313.

4 Annal. d. chim. et d. phys. 1860, III. ser., Bd. 58, p. 383. Vgl. Pasteur, ebend. 1862, Bd. 64, p. 106.

gefähr = 0,07 gr Asche). Als eine gute Nährflüssigkeit für die meisten ohne Gährung verlaufenden Culturversuche empfiehlt Nägeli[1]) folgende: 100 ccm Wasser, 3 gr Zucker, 1 gr Ammoniaktartarat, 0,4 gr mit Phosphorsäure neutralisirte Asche von Erbsen oder Weizenkörnern. Weniger vortheilhaft scheint Cigarrenasche zu sein, dagegen gibt Hefenasche gute Resultate, doch kann von dieser etwas weniger genommen werden. Als Culturflüssigkeit, namentlich auch für Spaltpilze, hat Nägeli (l. c. p. 354) ferner u. a. mit gutem Erfolge angewandt: 100 ccm Wasser, Dikaliumphosphat 0,1035 gr, Magnesiasulfat 0,016 gr, Kaliumsulfat 0,013 gr, Chlorcalcium 0,0055 gr. Als weitere zuckerfreie, aber eiweisshaltige Nährflüssigkeit für Spaltpilze benutzte u. a. Nägeli (l. c. p. 357) 100 ccm Wasser, 1 gr Eiweisspepton (oder lösliches Eiweiss), 0,2 gr Dikaliumphosphat, 0,04 gr Magnesiasulfat, 0,02 gr Chlorcalcium. Weiteres über den verschiedenen Werth solcher Nährlösungen ist bei Nägeli (l. c.) nachzusehen. Bei der Ausführung der Versuche ist zu beachten, dass für Schimmel- und Sprosspilze eine neutrale oder besser schwach saure Reaktion vortheilhaft ist, während Spaltpilzen besser neutrale oder schwach alkalische Lösung geboten wird. Da die Reaktion mit der Cultur sich ändern kann, muss eventuell durch erneute Lösung, resp. durch Neutralisiren von Säure oder Alkali eine vortheilhafte Beschaffenheit der Culturflüssigkeit unterhalten werden. Die Culturen wird man je nach dem Zwecke in Krystallisirschalen, Glaskölbchen u. s. w. vornehmen. Kocht man die etwas saure Flüssigkeit gehörig aus, so ist eine Reinkultur eines Schimmelpilzes gewöhnlich nicht schwer zu erzielen, wenn unter den gehörigen Vorsichtsmaassregeln ein Minimum von Sporen ausgesäet und der fernere Zutritt anderer Pilzkeime durch einen Watteverschluss verhindert wird.

Die Pilze vermögen zum Theil in noch sehr substanzreichen Lösungen fortzukommen. So wuchs nach Raulin[2]) Aspergillus noch an der Oberfläche einer Lösung, welche in 2750 Th. Wasser enthielt 7400 Th. Zucker, 5,7 Th. anorganische Stoffe und 3,5 Th. Weinsäure. Auch ist bekannt, dass Hefe in 22 Proc. Zucker enthaltender Lösung merkliche Gährung erregt[3]).

Die Funktion der unentbehrlichen Aschenbestandtheile.

§ 51. Für jeden in die Pflanze aufgenommenen Elementarstoff die Bedeutung zu ermitteln, welche ihm in den im Organismus sich abspielenden Vorgängen zufällt, muss der Physiologie als endliches Ziel vorschweben und zwar ebensowohl hinsichtlich eines jeden in der Asche bleibenden Elementarstoffes, wie hinsichtlich des Kohlenstoffs, Wasserstoffs, Sauerstoffs und Stickstoffs. Zum guten Theil unter dem Einfluss der älteren dualistischen, elektrochemischen Theorie sind die durch Verbrennung separirbaren Aschenbestandtheile öfters in einen nicht gerechtfertigten Gegensatz zu den organischen Bestandtheilen der Pflanze gestellt worden, während doch die Atome jener Elemente in den organischen Verbindungen, in analogem Sinne wie die Atome des Kohlenstoffs und Wasserstoffs, verkettet sein können und bei Stoffmetamorphosen mit ihren Affinitäten ebenso gut wie die Atome und Atomgruppen anderer Elemente in spezifischer Weise eingreifen. In den Stoffwechselprozessen werden auch Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff aus dem bisherigen Verbande gerissen und nicht selten in Atomverkettungen übergeführt, die, wie Wasser und Kohlensäure, nicht mehr organische Verbindungen sind, und die zugleich uns lehren, dass auch diese Elemente, ebenso gut wie die Aschenbestandtheile, nicht nur als organische Verbindungen in der Pflanze angetroffen werden, in solche indess wieder rückverwandelt werden können.

---

1) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 350.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 11, p. 277.
3) A. Mayer, Lehrb. d. Gährungschem. 1876, II. Aufl., p. 131.

So wenig wie Kohlenstoff sind Kalium oder andere Elemente als solche in der Pflanze, für die vorhandenen Verbindungen aber ergeben sich, mit Rücksicht auf die Bedeutung im Stoffwechsel des Organismus, dieselben allgemeinen Fragen. So sind z. B. die Kohlenstoffverbindungen nicht allein direkt zum Aufbau des Organismus bestimmt, und wenn eine geringe Menge organischer Fermente weitgehende Stoffmetamorphosen vermittelt, so fällt denselben in principieller Hinsicht die gleiche Rolle zu, wie der Verbindung eines Aschenbestandtheiles, wenn diese den Anstoss zu analogen Umsetzungen geben sollte. Wollte man in solchem Falle den betreffenden Körper wegen der auslösenden Wirkung als Reizmittel bezeichnen, so ist dagegen nichts einzuwenden, nur würde es unrichtig sein, die einzige Bedeutung der Aschenbestandtheile, wie das in früherer Zeit öfters geschah, in Reizwirkungen zu suchen. Thatsächlich nehmen Verbindungen von Aschenbestandtheilen am Aufbau des Protoplasmas und der Zellhaut direkten Antheil und finden sich, wie auch Kohlenstoffverbindungen, gelöst und ungelöst als Inhaltsstoffe innerhalb der Zelle, welche unter Umständen Stoffmetamorphosen erfahren und in andere Zellen translocirt werden. Auch die Frage, ob der Kohlenstoff durch ein anderes Element substituirt werden kann, darf mit gleichem Rechte, wie hinsichtlich des Phosphors oder eines anderen Elements, gestellt werden, denn in beiden Fällen können wir die Nothwendigkeit nur auf Grund bisheriger empirischer Erfahrung behaupten, und der Chemie sind Verbindungen bekannt, in welchen Silicium an Stelle des Kohlenstoffs getreten ist. Ebenso dürften, wie die Verbindungen des Kohlenstoffes, auch die Verbindungen eines der Aschenbestandtheile in verschiedenen Funktionen betheiligt sein, welche wieder mit Entwicklungsphasen oder äusseren Eingriffen veränderlich sein oder neu hinzukommen könnten.

Bis jetzt haben wir nur beschränkte Erfahrungen über die Verbindungen, in welchen Aschenbestandtheile in der Pflanze sich finden, noch weniger über die Umlagerungen, welche sie erfahren, und über die Rolle, welche sie im Stoffwechsel der Pflanze spielen. Die durch Entziehung von Aschenbestandtheilen sichtbar werdenden Erfolge sind sicher öfters nur pathologische, durch unzureichende Ernährungsbedingungen herbeigeführte Erscheinungen, die in keiner direkten Beziehung zu den Funktionen des fraglichen Elementarstoffes stehen, vielleicht aber durch das Zusammengreifen verschiedener anderer Umstände herbeigeführt werden.

Für Eisen ist die Unentbehrlichkeit zur Bildung der Chlorophyllkörper bekannt. Ein Theil des Phosphors steht jedenfalls in Beziehung zu den Proteinstoffen, welche nach Ritthausen [1]) theilweise Phosphorsäureverbindungen sind, und da die Proteinkrystalloide nach Schmiedeberg [2]) wahrscheinlich Magnesiavitellinate sind, dürfte ein Theil dieser alkalischen Erde gleichfalls mit Proteinstoffen verkettet sein, mit welchen auch Kalium und Calcium in gewisser Menge zusammenzuhängen scheinen. Calcium trifft man ziemlich reichlich in der Zellhaut, bei deren Bildung es vielleicht eine Rolle spielt. Ausserdem sind Alkalien und alkalische Erden, an organische und anorganische Säuren gebunden, im Zellsaft und in der die organisirten Körper imbibirenden Flüssigkeit vorhanden

---

1) Die Eiweisskörper d. Getreidearten u. s. w. 1872.

2) Schmiedeberg, Zeitschrift f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 205.

und zwar zumeist gelöst, da eigentlich nur Calciumoxalat in Krystallen ausgeschieden, dieses freilich häufig in Pflanzen gefunden wird. Von der Existenz gelöster Salze kann der ausgepresste Saft wenigstens eine gewisse, allerdings wegen der Mischung zuvor getrennter Massen nicht ganz entscheidende Kenntniss geben, und so weit sich hiernach und nach anderen Erfahrungen urtheilen lässt, ist von Alkalien, Magnesium und Phosphorsäure wohl ein sehr ansehnlicher Theil, doch nicht die Gesammtmenge gelöst in der Pflanze enthalten, von Calcium aber eine verhältnissmässig grosse Menge unlöslich ausgeschieden. Voraussichtlich finden sich neben Salzen organischer Säuren auch Sulfate und Mono- und Diphosphate im Zellsaft gelöst [1].

Eisen. Die Nothwendigkeit dieses Elementes für die Chlorophyllbildung wurde von Eusèbe Gris [2] entdeckt und ferner von Salm Horstmar [3], Arthur Gris [4], Sachs [5], Stohmann [6] u. A. bestätigt. A. Gris bemerkte auch, dass mit Entziehung des Eisens die Sonderung der Grundmassen der Chlorophyllkörper aus dem Protoplasma unterbleibt. Erzieht man in eisenfreier Lösung aus möglichst eisenarmen Samen eine Maispflanze, so ergrünt das übrigens normal gestaltete dritte Blatt kaum noch etwas, das vierte Blatt gar nicht mehr. Bei Zusatz von einigen Tropfen Eisenchlorid zur Lösung habe ich schon nach 48 Stunden deutlichen Beginn des Ergrünens gesehen, welches man übrigens auch, wie das schon Gris that, durch vorsichtiges Bestreichen der chlorotischen Blätter mit ganz dünner Eisenlösung hervorrufen kann. Das Ergrünen kann durch Zusatz verschiedener Eisensalze, nach Knop [7] auch durch Ferrocyankalium hervorgerufen werden, dagegen haben die Salze von Mangan [8], Nickel [9], Thonerde [10] keine Wirkung. Natürlich kann Eisen eine aus anderen Gründen unterbleibende Chlorophyllbildung nicht heben und das panachirte Bandgras behält seine chlorophyllfreien Blattpartien bei reichlicher Eisenzufuhr. Unbekannt ist es auch noch, warum zuweilen die im Herbst hervorkommenden Wedel von Aspidium-Arten in unseren Wäldern längere Zeit kein Chlorophyll bilden.

Das Eisen scheint im Chlorophyllkorn in organischer Verbindung vorhanden zu sein (§ 45), ausserdem kommt es aber auch in mit Ferrocyankalium und Rhodankalium direkt nachweisbarer Form zuweilen in Zellwandungen vor [11], und einzelne Algen lagern in die Zellwand oder als incrustirende Masse gelegentlich Eisenoxyd reichlich ab [12]. In sehr grosser Menge findet sich Eisen in den Früchten von Trapa natans, in Lemna triscula und manchen anderen Gewächsen, auch zuweilen nicht spärlich in Pilzen und chlorophyllfreien Pflanzentheilen (vgl. Wolff, Aschenanalysen). Ob Eisen in diesen Fällen entbehrlich, und ob es ausser bei der Chlorophyllbildung noch in anderen Funktionen der Pflanze betheiligt ist, muss dahin gestellt bleiben. Für die Bildung blauer Blüthen der Hortensia scheinen Eisensalze wenigstens nicht direkt in Betracht zu kommen [13]. Die Pilze scheinen nach A. Mayer [14],

---

1) Vgl. auch Nägeli, l. c. p. 346.

2) De l'action d. compos. ferrugineux sur la végétation 1843 u. 1844. Mittheilg. darüber in Compt. rendus 1844—1847.

3) Versuche über die Ernährung d. Pflanzen 1856, p. 8 u. 17.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 201.

5) Flora 1862, p. 183.

6) Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 350.

7) Bericht d. sächs. Ges. d. Wiss. z. Leipzig 1869, Bd. 25, p. 8. Ebenso Wagner, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 74.

8) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 144. Ebenso Birner u. Lucanus, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 140, u. Wagner, ibid. 1871, Bd. 13, p. 72.

9) Risse in Sachs, Experimentalphys. p. 145.

10) Knop, Kreislauf d. Stoffes 1868, p. 614.

11) Weis u. Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1860, Bd. 40, p. 276.

12) Cohn, Beiträge zur Biologie 1870, Bd. I, p. 119; Hanstein, Sitzungsb. d. niederrhein. Gesellschaft 6. Mai 1878.

13) Vgl. Hoffmann, Bot. Ztg. 1875, p. 622; Untersuchung. über die Variation 1877, p. 20.

14) Gährungschem. 1876, II. Aufl., p. 125.

Nägeli l. c.), Cugini[1], A. Schulz[2] Eisen nicht zu bedürfen, und hiernach dürfte der gegentheilige Befund Raulin's[3] wohl nicht zutreffend sein. Mit Rücksicht auf die Pilze muss es dann aber wenigstens wahrscheinlich dünken, dass das Eisen nur für die mit der Bildung der Chlorophyllkörper zusammenhängenden Vorgänge in der Pflanze nöthig ist.

Die Alkalien. Nach übereinstimmenden Erfahrungen kommen Pflanzen ohne Kalium kaum weiter als in reinem Wasser. Bei Phanerogamen kann nach Erfahrungen von Birner und Lucanus[4], Nobbe[5], Loew[6] Kalium durch Rubidium, Caesium, Lithium, Natrium und Ammonium nicht ersetzt werden, während nach Nägeli l. c. Pilze mit den beiden erstgenannten Metallen so gut wie mit Kalium fortkommen. Diese beiden Metalle dürften deshalb wohl auch kaum direkt schädliche Wirkungen ausüben, wie Birner und Lucanus annehmen, wie indess in Loew's Versuchen mit Rubidium nicht bestimmt hervortritt. So mögen wohl auch die von Nobbe bemerkten nachtheiligen Wirkungen der Lithionsalze nur indirekte Erfolge einer unzureichenden Ernährung sein, Erfolge, welche freilich von der Qualität des Alkalis mit abhängen können.

Das Natrium hat sich nicht nur für die gewöhnlichen Landpflanzen, sondern auch für Salzpflanzen entbehrlich erwiesen, in welchen dasselbe normalerweise, wie übrigens auch in manchen Binnenpflanzen, reichlich und nicht selten in grösserer Menge als Kalium vorkommt. So erzogen Cadet de Gassincourt[7] Salsola Kali, Wiegmann und Polstorff[8] Salsola und Glaux, Weigelt[9] Psamma arenaria ohne Natrium. Besonders in den Experimenten des letztgenannten Forschers war der Natrongehalt in der Pflanze jedenfalls auf ein Minimum reducirt, obgleich bei der Verbreitung dieses Körpers ein gänzlicher Ausschluss desselben weder in diesen, noch in anderen Culturversuchen mit Buchweizen, Roggen, Hafer[10] herbeigeführt wurde und bei Anwendung von Glasgefässen auch nicht gelingen wird. Die schon erwähnte partielle Vertretung des Kaliums durch Natrium hat gezeigt, dass Natrium, wo es geboten, reichlich in Pflanzen aufgenommen werden kann[11].

Offenbar greift das Kalium, oder bei Pilzen an dessen Stelle Rubidium oder Caesium, in gewisse fundamentale Functionen ein, doch lassen sich diese bis dahin nicht näher bestimmen und auch aus dem Vorkommen des Kaliums in der Pflanze nicht genügend sicher entnehmen. Allgemein wird dasselbe reichlich mit der Wanderung plastischer Stoffe in der Pflanze transportirt und sammelt sich in relativ ansehnlicher Menge in jugendlichen, noch wachsenden Organen[12], sowie in Samen und überhaupt da an, wo Reservestoffe aufgespeichert werden. Ausserdem sind öfters Salze des Kaliums in reichlicher Menge in der Pflanze anzutreffen, wie z. B. in Oxalis Kaliumbioxalat. Aus Nobbe's[13] Versuchen, die mit Ausschluss des Kaliums und mit Darbietung verschiedener Salze dieses in wässriger Nährlösung angestellt wurden, sind die specifischen Functionen dieses Metalles in der Pflanze nicht zu entnehmen. Denn wenn bei Gegenwart von Schwefelsäure und Phosphorsäure Buchweizen nur kümmerlich wuchs, indess gut gedieh, sobald eine grössere Menge des Kaliums als Nitrat oder Chlorid sich in Lösung befanden, und wenn ausserdem im ersteren Falle Stärke in den Chlorophyllkörnern sich übermässig anhäufte[14], so haben wir hierin gewiss nur pathologische Erfolge einer unzureichenden Ernährung zu sehen, welche durch die Darbietung schwieriger verarbeitbarer Salze herbeigeführt wurden. Die [illegible]-

---

1) Bot. Jahresb. 1876, p. [illegible]. 2) Ebenda 1877, p. [illegible].

3) Ann. d. scienc. naturell. [illegible], 5 sér., Bd. [illegible], p. [illegible].

4) Versuchsstat. [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible]. 5) Ebenda [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible].

6) Ebenda [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible].

7) Journal de pharmacie [illegible], p. [illegible].

8) Ueber die anorgan. Bestandtheile d. Pflanzen [illegible], p. [illegible]. — Vgl. auch Hoffmann, Bot. Ztg. [illegible], p. [illegible].

9) Bericht über d. Verhandlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible].

10) Vgl. Nobbe, Versuchsstat. [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible] u. [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible]. Birner u. Lucanus, ebenda [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible]; Wolff, ebenda [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible].

11) Ausser Wolff [illegible], vgl. z. B. Dehérain, Ann. d. scienc. naturell. [illegible], [illegible] sér., Bd. [illegible], p. [illegible].

12) Schon bemerkt von Saussure, Rech. chimiqu. [illegible], p. [illegible].

13) Versuchsstat. [illegible], Bd. [illegible], p. [illegible].

14) [illegible] Bot. Jahresb. [illegible], p. [illegible] [illegible]

stanz der mit Sulfaten oder Phosphaten schlecht gedeihenden Buchweizenpflanzen enthielt übrigens ebensoviel Kalium, als die üppig erwachsener Pflanzen, so dass also eine ungenügende Aufnahme dieses Metalles die Ursache des kümmerlichen Fortkommens nicht sein konnte. Uebrigens kommt die Anhäufung von Stärke häufiger bei abnormen Culturbedingungen vor, wurde u. a. auch von Knop und Dworzak[1]) in Bohnenpflanzen bemerkt, welche in einer Nährlösung cultivirt wurden, in der Mais vortrefflich gedieh, unterblieb dagegen in Versuchen Nobbe's bei Sommerroggen, wenn dieser mit überwiegenden Sulfaten ernährt wurde. Diese Pflanze entwickelte wenigstens vegetative Organe üppig in solcher Nährlösung, in welcher Buchweizen nur kümmerlich fortkam. Aus diesen Erfahrungen können jedenfalls bestimmte Argumente weder für noch gegen eine direkte Betheiligung des Kaliums bei der Translocation der Kohlehydrate entnommen werden, und auch Liebig[2]), welcher, wie Nobbe, dieser Annahme huldigt, hat kein irgendwie entscheidendes Beweismaterial beigebracht (vgl. § 64).

Chlor. Nach den bisherigen Erfahrungen ist dieses Element für Pflanzen nicht nothwendig, selbst in Salzpflanzen kann dasselbe, wie das Natrium, vollkommen ausgeschlossen werden (vgl. die bei Natrium citirte Literatur), und Knop und Dworzak (l. c. p. 61) sahen Mais sogar in chlorfreier Nährlösung am besten gedeihen. Wenn dagegen in Versuchen anderer Forscher[3]) Buchweizen, Gerste und Hafer in chlorfreien Lösungen schlechter fortkamen und es zum Theil nicht bis zur Fruchtbildung brachten, so müssen diese Erfolge wohl dadurch erzielt sein, dass, wenigstens bei gewisser Zusammensetzung der Nährlösung, manche Basen in Form von Chloriden besser zur Verarbeitung in der Pflanze geeignet sind. Es geht dieses ja auch aus dem bei Kalium Gesagten hervor, und ausserdem ist zu beachten, dass, wie früher mitgetheilt wurde, das Vorhandensein von Chloriden die Entstehung alkalischer Reaktion in einer Nährlösung verhindern kann.

Ob Bromkalium, welches nach Dirck's[4]) bei gehöriger Verdünnung keine schädlichen Wirkungen hat, in ähnlicher Weise wie Chlor begünstigend wirken kann, ist noch nicht untersucht. Jodkalium hingegen hat nach dem oben genannten Forscher, voraussichtlich durch Freiwerden von Jod, leicht einen schädlichen Einfluss. Das Unfruchtbarwerden eines mit Kochsalz zu sehr bereicherten Bodens, wie ihn auch gewisse Salzsteppen bieten[5]), ist offenbar die Folge einer zu ansehnlichen Anhäufung löslicher Salze, nicht einer direkt schädlichen Wirkung des Chlornatriums.

Die alkalischen Erden. Dass Calcium und Magnesium für Phanerogamen unentbehrlich sind und sich nicht gegenseitig vertreten können, wurde von Salm Horstmar (l. c.) festgestellt, von Stohmann (1862) und Anderen bestätigt, ebenso kann, wie Knop[6]) fand, Calcium nicht durch Baryum ersetzt werden. Wie aber bei Pilzen die alkalischen Erden sich vertreten können, ist, wie oben mitgetheilt wurde, in jüngster Zeit von Nägeli nachgewiesen, und hiermit sind erst die Beobachtungen von A. Mayer[7]) und Raulin[8]) in das rechte Licht gesetzt, nach welchen Calcium für Sprosspilze, resp. Aspergillus, sich als ein nicht nöthiger Nährstoff ergab. In der Pflanze scheint Magnesium im Allgemeinen ähnlich wie Kalium vorzukommen und verbreitet zu sein, während Calcium häufig ungelöst als Calciumoxalat, sowie wohl in jeder Zellhaut gefunden wird. In dieser ist das Calcium öfters als Calciumcarbonat nachzuweisen, doch dürfte letzteres häufig aus anderen, schon zuvor unlöslich eingelagerten Calciumverbindungen seinen Ursprung nehmen, wie es in den späterhin sehr reichlich kohlensaures Calcium enthaltenden Cystolithen von Ficus nachweislich der Fall ist[9]). Vielleicht handelt es sich hier um eine Verbindung von Calcium mit Cellulose oder

---

1) Berichte über d. Verhdlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1875, Bd. I, p. 53.
2) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur etc. 1876, IX. Aufl., p. 97.
3) Nobbe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 371, u. 1870, Bd. 13, p. 394; Beyer, ebenda 1869, Bd. 11, p. 262. Andere Lit. ist in dieser Abhandlg. citirt.
4) Bericht d. Verhdlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1869, Bd. 21, p. 20.
5) Vgl. Pallas cit. bei Treviranus, Physiologie Bd. II, p. 721.
6) Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 143.
7) Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 44.
8) Annal. d. scienc. natur. 1869, V sér., Bd. 11, p. 224.
9) Melnikoff, Unters. über d. Vorkommen d. kohlens. Kalkes 1877, p. 32 (vgl. auch § 13).

anderen Kohlehydraten[1]), und es liegt der Gedanke nahe, dass dieser Elementarstoff bei der Bildung der Zellhaut irgend eine Rolle spiele.

Im Allgemeinen ist das Calcium in der Pflanze weniger beweglich als Magnesium und bleibt deshalb gewöhnlich in relativ ansehnlicher Menge in absterbenden Organen zurück, auch wenn diese andere Stoffe zuvor zum guten Theil entleeren (§ 64). Mit der Fixirung des in den Stoffwechsel eingetretenen Calciums hängt es wohl auch zusammen, dass bei Cultur in reinem Wasser das Wachsthum von Keimpflanzen schon gehemmt wird, wenn von anderen Elementarstoffen noch disponibles Material da ist, und dass der einfache Zusatz von etwas Kalksalz eine merklich weitergehende Entwicklung zur Folge hat. Es wurde dieses u. a. von Stohmann[2]) beobachtet, ebenso an im Dunklen cultivirten Feuerbohnen von Böhm[3]), dessen Versuchsanstellungen indess nicht von genügend kritischer Fragestellung geleitet sind, um zu weiteren Schlussfolgerungen nutzbar gemacht werden zu können. Die Beobachtung, dass bei Kalkmangel erwachsende Blätter der Gerste weniger tragfähig sind und leicht einknicken[4]), kann auch nicht ohne Weiteres die Bedeutung des Calciums für Zellhautbildung präcisiren.

Phosphor. Als einzige, zur Ernährung geeignete anorganische Phosphorverbindung ist bis dahin Phosphorsäure bekannt. Bei Darbietung von phosphorigsaurem oder unterphosphorigsaurem Calcium erhielt Ville[5]) nur sehr geringe Ernten in Versuchen, auf welche ihrer offenbar mangelhaften Ausführung halber kaum Werth zu legen ist. Schleiden's[6]) Annahme, die Pflanzen könnten auch Phosphorwasserstoff sich nutzbar machen, ist durch keine experimentelle Erfahrung gestützt.

Auf den Zusammenhang der Phosphorsäure mit Eiweissstoffen ist schon hingewiesen. Ausserdem dürften sich noch andere gepaarte Phosphorsäuren in der Pflanze finden. Eine solche ist offenbar in den innerhalb der Proteinkörner vorkommenden Globoiden[7]) vorhanden, auch erhielt Scheibler[8]) aus Rüben einen beim Zerspalten Glycerinphosphorsäure liefernden, dem Protagon ähnlichen Körper. Vielleicht ist durch einen solchen, oder einen anderen, dem Lecithin verwandten Stoff auch der oft nicht unerhebliche Phosphorsäuregehalt der aus Pflanzen gewonnenen Oele[9]) bedingt (vgl. § 64).

Schwefel. In § 50 ist mitgetheilt, dass allgemein Schwefelsäure, von Pilzen aber auch die Salze niederer Oxydationsstufen des Schwefels nutzbar verarbeitet werden, während in Versuchen von Birner und Lucanus[10]) die schwefligsauren Salze sich als ein für Hafer ungeeigneter Nährstoff erwiesen. Für Pilze sind dagegen nach Nägeli[11]) Sulfoharnstoff und Rhodanammonium ungeeignete Nährstoffe, voraussichtlich werden aber verschiedene Sulfosäuren Pflanzen mit dem nöthigen Schwefel versorgen können. Die Pilze bedürfen im Allgemeinen nur sehr wenig Schwefel, so dass dessen Ausschluss schwierig ist, indem leicht die Reagentien etwas von diesem Elemente enthalten oder vielleicht auch ein wenig Schwefelwasserstoff aus der Luft zugeführt wird[12]). Ob der Schwefel, ausser zur Bildung der Proteinstoffe, welche übrigens nur wenig von diesem Elemente enthalten, noch zu anderen Funktionen in der Pflanze nöthig ist, wurde noch nicht ermittelt. Die Spaltpilze haben vielfach die Eigenschaft, Schwefelwasserstoff unter Gährungsprodukten zu bilden,

---

1) Ueber solche Verbindungen vgl. Sachsse, Chemie u. Physiol. d. Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 140; Weiske, Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 155.

2) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 319.

3) Ueber d. veget. Nährwerth d. Kalksalze. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1875, Bd. 71, Abth. 1.

4) Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 323.

5) Compt. rend. 1861, Bd. 53, p. 822.

6) Grundzüge d. wiss. Botanik 1845, II. Aufl., Bd. 2, p. 469.

7) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 465.

8) Bot. Jahresb. 1874, p. 805.

9) Vgl. Knop, Versuchsstat. 1859, Bd. 1, p. 26; Töpler, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 57; Sachsse, Chem. Vorgänge bei Keimung von Pisum sativ. 1872, p. 27.

10) Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 152. — Freie schweflige Säure hat natürlich auf Organismen einen schädlichen Einfluss, vgl. z. B. Schröder, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 447.

11) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 364 Anmerkg.

12) Vgl. Nägeli l. c. p. 366. — Auch A. Mayer, Gährungschemie 1876, p. 129.

und die den Spaltpilzen sich anschliessenden Beggiatoa-Arten scheiden sogar Körnchen von Schwefel in ihrem Körper ab, wenn ihnen nur Sulfate als Nahrung zur Verfügung stehen (vgl. § 71).

Die entbehrlichen Aschenbestandtheile.

§ 52. Für sehr viele entbehrliche Elementarstoffe ist bereits das Vorkommen in der Pflanze nachgewiesen worden, und nach den bisherigen Erfahrungen dürfte es gelingen, ein jedes Element in die Pflanze einzuführen, wenn es in geeigneter löslicher Verbindung dargeboten wird. Wenn aber von den einen Körpern nur sehr geringe Mengen in die Pflanze aufgenommen werden, während andere Stoffe, selbst wenn sie in sehr verdünnten Lösungen geboten sind, sich in erheblichen Quantitäten ansammeln, so ist dieses Folge davon, dass wohl gewisse, aber nicht alle entbehrliche Stoffe in der Pflanze ausgiebig in unlösliche oder nicht diosmirende Verbindungen übergeführt werden (vgl. § 12). In grösserer Menge sammelt sich namentlich Silicium an, welches vielleicht keiner unter normalen Bedingungen erwachsenen Pflanze ganz fehlt und in manchen Pflanzen in verhältnissmässig sehr grossen Quantitäten angehäuft ist. Auch Aluminium, Mangan und Zink sind in gewissen Pflanzen in erheblicher Menge gefunden, und eine verhältnissmässig ansehnliche Anhäufung ist auch nöthig, damit aus dem nur Spuren von Jod und Brom führenden Meerwasser die in diesem wachsenden Pflanzen, wenn auch geringe, so doch bemerkliche Quantitäten der genannten Elemente gewinnen.

Aus der Ansammlung folgt, dass die Verbindungen, in welchen die entbehrlichen Aschenbestandtheile in die Pflanze eintreten, irgend welche Veränderungen erfahren, und in dieser Hinsicht offenbar spezifische Differenzen bestehen, da in demselben Medium die einen Pflanzen z. B. viel, die anderen nur wenig Kieselsäure aufnehmen. In jedem Falle ist es Aufgabe der Physiologie, die Ursache der Ansammlung unnöthiger Aschenbestandtheile zu ermitteln und im Näheren festzustellen, ob diese Elementarstoffe selbst aktiv in dem organischen Stoffwechsel betheiligt sind oder sich diesem gegenüber nur passiv verhalten, die Bedingungen für Anhäufung aber durch Entziehung lösender oder mit den fraglichen Stoffen verbundener Körper herbeigeführt werden.

Ein Eingreifen und eine Verarbeitung im Stoffwechsel kann auch sehr wohl ein an sich nicht nöthiger Stoff, sofern er der Pflanze geboten ist, erfahren. Im Grunde genommen wird ja auch ein nicht nothwendiger Elementarstoff benutzt, wenn in Pilzen Baryum an Stelle des Calciums oder Rubidium an Stelle des Kaliums tritt und nun in unerlässlichen Funktionen thätig ist. Zur Zeit ist freilich in keinem Falle mit Sicherheit zu sagen, in welchen bestimmten Stoffwechselprozessen die an sich unnöthigen und nicht vicarirend eintretenden Elementarstoffe aktiv betheiligt sind. Auch bedarf es noch spezieller Prüfungen, ob und in wie weit aus der Aufnahme bestimmter entbehrlicher Aschenbestandtheile in concreten Fällen gewisse Vortheile für die Pflanze entspringen, und jedenfalls muss im Auge behalten werden, dass vielleicht ein im Allgemeinen unnöthiger Bestandtheil für das Bestehen bestimmter Pflanzen in der Natur doch wesentlich ist. Hinsichtlich gewisser Vortheile haben wir ja schon für Chlor Thatsachen berichtet und darauf aufmerksam gemacht, dass möglicherweise

verkieselte Epidermiswandungen dem Eindringen von Pilzen grösseren Widerstand entgegensetzen. Auf die Angabe Raulin's (l. c.), eine kleine Zugabe eines Zinksalzes begünstige im hohen Grade das Fortkommen von Aspergillus auf Nährlösung, und die Annahme Salm Horstmar's [1]), Fluorkalium und ein Lithionsalz sei zur Fruchtbildung der Sommergerste nöthig, ist kein Gewicht zu legen, und hinsichtlich der Gerste haben, ohne die wissentliche Zugabe der fraglichen Salze, Culturversuche gute Resultate geliefert.

Silicium. Die Möglichkeit, Pflanzen in kieselsäurefreier Nährlösung zu erziehen, wurde zuerst von Sachs [2]) dargethan, welcher eine Maispflanze erntete, in deren Asche die Kieselsäure bis auf 0,7 Proc. herabgedrückt war, während dieselbe sonst 18—23 Proc. der Asche ausmacht. Die Versuche von Knop [3]), Rautenberg und Kühn [4]), Birner und Lucanus [5]) haben die Entbehrlichkeit der Kieselsäure auch für andere Getreidearten bestätigt. Für die so besonders kieselsäurereichen Schachtelhalme und Diatomeen ist freilich der Beweis für Entbehrlichkeit noch nicht geführt worden. In die Pflanze wird die Kieselsäure offenbar in Form löslicher Silicate oder als lösliches Kieselsäurehydrat eingeführt, und in dem ausgepressten, sauer reagirenden Saft von Equisetum hiemale konnte W. Lange [6]) gelöste Kieselsäure nachweisen, welche darin, nach den Erwägungen dieses Forschers, als lösliches Kieselsäurehydrat vorhanden sein dürfte. Das meiste Silicium ist freilich unlöslich und insbesondere in die Zellwandungen eingelagert, seltener im Innern der Zellen als opalartige Masse vorhanden [7]). Namentlich sind die Aussenwandungen der Epidermiszellen und überhaupt oberflächliche Zellwandungen stark verkieselt, auch kommen nach Aussen oder Innen vorspringende verkieselte Zellhautprotuberanzen vor, und bekannt sind ja die zierlichen Zeichnungen der stark verkieselten Schalen der Diatomeen. Bei diesen und in vielen anderen Zellwandungen bleibt beim Verbrennen ein Kieselsäureskelet der Zellhäute, dessen Bildung in anderen Fällen durch das Zusammenschmelzen mit Alkalien oder alkalischen Erden verhindert wird und demgemäss nach Ausziehen dieser vermittelst Säuren zu Stande kommt.

In den Zellwandungen ist das Silicium gleichzeitig mit nur geringen oder auch mit grösseren Mengen Calcium eingelagert, und nach den von Höhnel [8]) bei Cultur mit Lithospermum arvense in kieselsäurefreier Nahrlösung erhaltenen Resultaten scheint in den normal siliciumreichen Zellwandungen der Fruchtschale mit sinkendem Kieselsäuregehalt der Kalkgehalt merklich zuzunehmen. Mit Calcium hat Silicium darin Aehnlichkeit, dass es in den Zellwandungen vorkommt, und gewöhnlich in jugendlichen Zellwandungen in verhältnissmässig geringerer Menge als in älteren Zellwandungen enthalten ist. Fraglich ist noch, ob das Silicium immer als Kieselsäure oder vielleicht als ein Silicat zwischen die Cellulosemicellen eingelagert ist oder auch in Form organischer Siliciumverbindungen sich findet, die ja in der Chemie thatsächlich bekannt sind. Es sind dieses ähnliche Fragen, wie sie hinsichtlich des Calciums auftauchten, und auch bei dem Silicium könnte eventuell mit der Zeit eine Zersetzung der organischen Verbindungen und damit eine Abscheidung von Kieselsäure herbeigeführt werden. Die Untersuchungen Ladenburg's [9]) und Lange's (l. c.) vermochten über die Art des Vorkommens des Siliciums in Zellwandungen keine bestimmte Entscheidung zu geben.

Wenn auch immerhin die Eigenschaften der Zellhäute durch Einlagerung von Silicium beeinflusst werden, so gewinnen sie doch hierdurch wenigstens keine auffallend verstärkte

1) Journal f. prakt. Chem. 1861, Bd. 84, p. 140.

2) Flora 1862, p. 52, u. Wochenblatt d. Annalen d. Landwirthschaft 1862, p. 184.

3) Versuchsstat. 1862, Bd. 3, p. 176. 4) Ebenda 1864, Bd. 6, p. 359.

5) Ebenda 1866, Bd. 8, p. 141.

6) Bericht d. chem. Gesellschaft 1878, Bd. 11, p. 823.

7) Näheres de Bary, Anatomie 1877, p. 108; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 243; Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 209. — Ferner Rosanoff, Bot. Ztg. 1871, p. 749; Pfitzer, Flora 1877, p. 245.

8) In Haberlandt's wissenschaftl.-prakt. Untersuch. 1877, Bd. 2, p. 173.

9) Berichte d. chem. Gesellschaft 1872, Bd. 5, p. 568.

Tragfähigkeit. Es ist deshalb auch nicht das Lagern des Getreides vom Kieselsäuregehalt abhängig, wie Sachs, entgegen der früher herrschenden Meinung, darthat, indem er die in kieselsäurefreier Nährlösung erwachsenen Pflanzen genügend tragfähig für aufrechten Wuchs fand. Das Lagern wird vielmehr bei zu dichtem Stande durch Beschattung der basalen Halmtheile herbeigeführt, indem diese ein partielles Etiolement erfahren und hiermit in geringerem Grade tragfähig werden. Anderweitige Untersuchungen, insbesondere die von L. Koch[1]) haben noch näher die Beweise für diese Deutung beigebracht, auch hat J. Pierre[2]) bei vergleichenden Analysen gelagertes Getreide reicher an Kieselsäure als ungelagertes gefunden. Durch mikroskopische Prüfung ist ferner an den gebeugten Halmpartien die relativ geringere Mächtigkeit der Zellwandungen zu erkennen. Natürlich werden gelegentlich auch andere Ursachen, sofern sie eine genügende Erstarkung des Halmes verhindern, eine Lagerung dieses herbeiführen können[3]).

Zink. Wo Zink in dem Boden geboten ist, kann es in die verschiedensten Pflanzen seinen Weg finden. So scheint dieses Element nach den Beobachtungen Risse's[4]) in allen Pflanzen vorzukommen, welche um Altenberg bei Aachen auf zinkreichem Boden wachsen, der an einzelnen Stellen 20 Proc. und mehr vom genannten Metalle enthält. Auch sollen nach Untersuchungen Freitag's[5]) alle Pflanzen Zink aufnehmen, während Gorup-Besanez[6]) kein Zink in Korn, Erbsen, Buchweizen fand, welche in einem aus 30,7 Cubikdezimeter Erde und 30 gr kohlensaurem Zink gemischten Boden cultivirt worden waren. Es wird demnach noch näher zu entscheiden sein, unter welchen Bedingungen die Aufnahme von Zink herbeigeführt oder vermieden wird. In den von Risse speziell untersuchten Pflanzen ist der Zinkgehalt theilweise ziemlich hoch. So enthielten in Procenten der Trockensubstanz Thlaspi alpestre in der Wurzel 0,167 Zinkoxyd (= 1,66 Proc. der Gesammtasche), der Stengel 0,385 Zinkoxyd (= 3,28 Proc. der Asche), die Blätter 1,50 Zinkoxyd (= 13,12 Proc. der Asche). Auch Viola tricolor, Armeria vulgaris, Silene inflata wurden zinkreich gefunden, und wenn in diesen durchgehends die Blätter viel Zink enthielten, so fiel doch auf diese nicht in allen Fällen der grösste Zinkgehalt. Da in den meisten Bodenarten Zink nicht oder kaum vorkommt, so kann dessen Fehlen in Pflanzen nicht überraschen. Uebrigens wurde Zink von Forchhammer[7]) in dem Holz einiger Bäume, von Lechartier und Bellamy[8]) in dem Samen einiger Pflanzen in Spuren nachgewiesen.

Nach H. Hoffmann[9]) verändert das Galmeiveilchen (Viola lutea var. multicaulis)[10]) in zinkfreiem Boden seine Form nicht und ebenso hat die Cultur in zinkhaltigem Boden auf die Gestalt von Viola tricolor und Thlaspi alpestre keinen Einfluss. Es dürfte deshalb auch das von Risse beobachtete besonders üppige Gedeihen von Silene inflata und Armeria gerade auf dem zinkreichsten Boden nicht einem direkten Einfluss dieses Metalles entspringen.

Aluminium findet sich in geringer Menge in vielen Pflanzen, macht aber in Lycopodium Chamaecyparissus 22,2 bis 57,4 Proc. der Asche aus und ist auch reichlich in Chlorangium Jussufii enthalten (Wolff, Aschenanalysen p. 134 u. 136). Ob die Thonerde in Lycopodium, wie es Arosenius[11]) angibt, als weinsaures Salz vorhanden ist, dürfte wohl erst näher zu prüfen sein. Uebrigens sollen sich nach Church[12]) in Selaginella und Psilotum (Lycopodiaceae) nur Spuren von Aluminium finden.

Vom Mangan ist auch nur dessen verhältnissmässig reichliches Vorkommen in manchen Pflanzen bekannt. So sind in der Asche von Trapa natans 7,8—14,7 Proc. Mn_3O_4 enthalten. Auch in manchen Flechten und Algen, sowie in Quercus Robur, Castanea vesca u. a.

---

1) Landwirthschaftl. Centralblatt 1872, Bd. 2, p. 202.
2) Compt. rend. 1866, Bd. 63, p. 374.
3) Vgl. Sorauer, Botan. Jahresb. 1873, p. 521.
4) Mitgetheilt bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 153.
5) Chem. Centralblatt 1870, p. 517.
6) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1864, Bd. 127, p. 248.
7) Annal. d. Chem. u. Physik 1855, Bd. 95, p. 89.
8) Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 688.
9) Bot. Ztg. 1875, p. 628; Unters. über Variation 1877, p. 36.
10) Diese Varietät kommt übrigens auch in anderen Gegenden vor.
11) Rochleder, Phytochemie 1854, p. 237.
12) Botan. Jahresber. 1874, p. 429.

wurde öfters entweder in der ganzen Pflanze oder in einzelnen Pflanzentheilen ein grösserer Mangangehalt gefunden[1].

Jod und Brom finden sich namentlich in Meerpflanzen, wie in Fucaceen, Zostera, doch ist Jod auch nicht nur in Meeresstrandpflanzen, sondern auch in Binnenlandpflanzen nachgewiesen[2], und wird wohl, wenn es im Substrate geboten ist, in alle Pflanzen eintreten, da Dirck's[3] die Aufnahme von Jod und Brom in Landpflanzen bei Wasserculturen beobachtete.

Fluor wurde von Salm Horstmar[4] in Lycopodium complanatum, von Wicke in Samenschalen von Getreidearten, von Wilson[5] in einigen anderen Pflanzen nachgewiesen und dürfte in kleinen Mengen wohl verbreiteter sein, da es in höheren Thieren im Zahnschmelz u. s. w. sich vorfindet.

Barium wurde nachgewiesen in einigen Holzarten, in Fucus vesiculosus und in Weizen, der in barythaltigem Nilschlamm cultivirt worden war. (Forchhammer, Annal. d. Physik u. Chem. 1855, Bd. 95, p. 84; Boedeker u. Eckhard, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1856, Bd. 100, p. 294; Dworzak, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 398). — **Strontium** ist von Forchhammer in Fucus vesiculosus gefunden.

Lithion und Rubidium sind mehrfach nachgewiesen, Caesium wohl nur zufällig deshalb nicht, weil nicht in an geeigneten Standorten erwachsenen Pflanzen darnach gefahndet wurde. (Lefèbre, Compt. rend. 1862, Bd. 55, p. 430; Grandeau, Annal. d. Chim. et d. Physique 1863, III. sér., Bd. 67, p. 210; Laspeyres Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1866, Bd. 138, p. 126; W. O. Focke, Bot. Jahresb. 1873, p. 291.)

Thallium ist mehrfach gefunden von Böttger (Jahresb. d. Agrikulturchem. 1864, p. 99). **Silber** von Malaguti u. Durocher in Spuren in Fucus (cit. nach Raulin l. c., p. 98). **Quecksilber** in Pflanzen, welche auf quecksilberoxydhaltigem Boden cultivirt worden waren, von Gorup-Besanez (Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1864, Bd. 127, p. 248). Dieser Autor fand bei analoger Cultur auch **Blei** in den Pflanzen, das auch Forchhammer (l. c.) in einigen Pflanzen nachzuweisen vermochte. **Kupfer** fand Gorup-Besanz zwar nicht in Pflanzen, welche in kupferhaltiger Erde erwachsen waren, doch ist gerade dieses Metall weit verbreitet. (De Candolle, Physiologie I, p. 385; Forchhammer l. c.; Wicke, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1864, p. 98.) Ein relativ hoher Kupfergehalt wurde gefunden in der Asche von Trifolium pannonicum von Wiegmann (Flora 1836, I, p. 21). **Kobalt und Nickel** konnte Forchhammer (l. c.) im Eichenholz, **Zinn** auch in einigen anderen Holzarten nachweisen.

Arsen ist mehrfach in Pflanzen gefunden, scheint indess nicht immer, wenn auch dieser Körper im Boden vorhanden ist, aufgenommen zu werden. (Targioni-Tozzetti, Annal. d. scienc. naturell. 1846, III. sér., Bd. 5, p. 177; E. W. Davy, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1860—61, p. 83; Daubeny, Jahresb. d. Chemie 1861, p. 736; Gorup-Besanez l. c.) **Selen** fand Cameron (Chem. Centralblatt 1879, p. 505) in Pflanzen, denen selensaures Kalium geboten worden war. **Titan** bemerkte Salm Horstmar in Getreidepflanzen. **Bor** wurde von Forchhammer in Fucus und Zostera, von Wittstein (Jahresb. d. Chem. 1857, p. 94) in den Früchten von Maesa picta nachgewiesen. Borsäure wirkt übrigens nach Peligot (Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 686) schon in schwacher Verdünnung nachtheilig auf Pflanzen.

Bodenqualität und Pflanzenvertheilung.

§ 53. Die Culturerfahrungen lehren, dass Pflanzen sich in Bodenarten ganz wohl erziehen lassen, in welchen dieselben in der Natur nicht gefunden werden, und es müssen deshalb diese Einschränkungen nicht von der Unfähigkeit

---

1) Für die in Wolff's Aschenanalysen aufgeführten Analysen sind die Quellen hier, wie im Folgenden, nicht citirt.

2) So von Göbel in Runkelrübenblättern nach A. Mayer, Agrikulturchem. II. Aufl., Bd. I, p. 272, von Chatin, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 128 in anderen Landpflanzen beobachtet.

3) Berichte über d. Verhdlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1869, Bd. 21, p. 20.

4) Jahresb. d. Chemie 1860, p. 540.

5) Vgl. die Citate bei A. Mayer, l. c., p. 272.

des Bodens, den Pflanzen geeignete Nahrung zu gewähren, abhängen. Auch bei den Pflanzen, welche der Aufnahme organischer Nahrung nicht bedürfen (für andere vgl. § 47), wirken eine Anzahl Faktoren zusammen, um die in der Natur uns thatsächlich entgegentretende Localisirung zu erzielen, und wenn wir hier vom Klima absehen, fallen insbesondere physikalische Beschaffenheit des Substrates und die Concurrenz mit Mitbewerbern überall ins Gewicht. Letztere führt ja auch herbei, dass in einem sich überlassenen Gartenboden andere Pflanzen an Stelle der Culturpflanzen das Terrain erobern, obgleich letztere unter Pflege gut gediehen. Entscheidend für den Sieg eines oder einiger Concurrenten kann freilich der Boden vermöge seiner chemischen Qualität, insbesondere auch durch die Verbindung, in welcher Nährstoffe geboten sind, werden, so wie ja auch in derselben Nährlösung, je nachdem sie angesäuert, resp. alkalisch ist, die besser fortkommenden Sprosspilze, resp. Spaltpilze im Kampf ums Dasein die Oberhand gewinnen.

In der That wird so durch chemisch-physikalische Eigenheiten der Substrate zum Theil die Vertheilung der Pflanzen einer Flora regulirt und öfters erzielt, dass, wenigstens in beschränkteren Gebieten, bestimmte Pflanzen nur auf Silicatgesteinen oder Kalkgesteinen gefunden werden [1]. Dass diese Einschränkung nicht durch das Bedürfniss nach Calcium oder Silicium erzielt wird, wie es wohl einige ältere Geographen annahmen, bedarf heute einer Widerlegung nicht mehr, und thatsächlich findet sich das unentbehrliche Calcium auch reichlich in der Asche der exclusivsten sogen. Kieselpflanzen. Dagegen vermag allerdings eine Zufuhr von kohlensaurem Kalk zu einem Boden die Verdrängung gewisser Pflanzen durch andere herbeizuführen [2], wie denn auch durch Berieselung mit kalkhaltigem Wasser Torfmoose (Sphagnum) oder auf Felsen aus Silicatgesteinen wohnende Moose zum Verschwinden gebracht werden können [3]. Spezielle Untersuchungen werden zu entscheiden haben, ob durch Neutralisation von Säuren, analog wie in alkalisch reagirenden Lösungen, das Fortkommen von Pflanzen unmöglich wird oder, was wenigstens für die auf Humusboden wachsenden Pflanzen wahrscheinlicher ist, die Kalkzufuhr nur andere Pflanzen relativ besser gedeihen und deshalb obsiegen macht.

Es kann hier nicht Aufgabe sein, auf die übrigens bisher nur mangelhaft behandelte Frage einzugehen, durch welches Zusammengreifen näherer und fernerer Faktoren die in einer Flora uns entgegentretende Vertheilung der Pflanzen bedingt wird. Natürlich müssen in dieser Hinsicht auch die organische Nahrung aufnehmenden Pflanzen berücksichtigt werden, und unter diesen lehren uns die etwa Zucker zu Milchsäure vergährenden Spaltpilze, dass die durch die eigene Thätigkeit allmählich sauer werdende Lösung ein Substrat wird, in welchem die Spaltpilze gegen Sprosspilze unterliegen. Mit der Ernährung erzielte Aenderung im Substrate muss auch für andere Pflanzen ins Auge gefasst werden und thatsächlich ist ja bekannt, wie das Substrat, je nach den dargebotenen Salzen, alkalisch oder sauer werden kann, wenn in wässeriger Lösung

---

1) Vgl. Nägeli, Botan. Mittheilungen p. 159. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Bair. Akadem. 15. Dec. 1865.

2) Schulz-Fleeth, Der rationelle Ackerbau 1856, p. 201.

3) Vgl. z. B. Pfeffer, Bryogeograph. Studien aus den Rhätischen Alpen 1869, p. 126. (Separatabz. aus d. Denkschrift d. Schweiz. naturf. Ges.)

oder in einem nicht absorptionsfähigen Boden cultivirt wird (§ 12). Solche Aenderungen im Boden, mögen sie nun durch Wurzelausscheidungen oder auf andere Weise bewirkt sein, fallen gewiss mehr oder weniger ins Gewicht, wenn es sich um Concurrenz mit anderen Pflanzen handelt, und so dürften jene in einem gegebenen Falle auch einmal die Ursache werden, dass eine Pflanze von einer anderen unterdrückt wird. Dann würde aber auch nicht ganz unberechtigt sein die seit Brugmans und Coulon vielfach vertretene, später aber verlassene Anschauung, nach welcher in Folge von Wurzelausscheidungen gewisse Pflanzen sich nicht miteinander vertragen sollen. Freilich wurde die ja thatsächlich vorkommende Wurzelausscheidung in quantitativer Hinsicht überschätzt und mit Unrecht ein direkt schädlicher oder gar tödtlicher Einfluss auf andere Vegetabilien angenommen[1]).

Kapitel VI.

Die Stoffumwandlungen in der Pflanze.

§ 54. Durch mannigfache Wechselwirkungen und Umlagerungen gehen die zahlreichen in der Pflanze vorkommenden chemischen Verbindungen aus den in den Organismus eingeführten organischen und anorganischen Nährstoffen hervor. Die Gesammtheit der sich abspielenden Metamorphosen und der Verlauf dieser wird aber nicht durch die endlich vorhandenen Körper angezeigt, da manche nur vorübergehend auftretende Verbindungen weiter verarbeitet werden, und somit nicht alle Produkte des Stoffwechsels dauernd in dem Organismus verbleiben. Als endliches Ziel muss aber der Physiologie eine vollständige Kenntniss aller der Umlagerungen und Wechselwirkungen vorschweben, welche irgend ein Stofftheilchen zu durchlaufen hat, von dem Augenblicke ab, wo es in die Pflanze gelangt, bis dahin, wo es fernere Umwandlung im Organismus nicht mehr erfährt, und erst dann, wenn diese Umlagerungen causal und in ihrer Bedeutung für die Pflanze aufgedeckt sind, wird ein allseitig zufriedenstellendes Bild der Stoffmetamorphosen gewonnen sein. Eine so tiefe Einsicht liegt freilich zur Zeit in keinem Falle vor, vielmehr müssen wir uns damit begnügen, wenigstens für gewisse Körper eine mehr oder weniger weitgehende Kenntniss der thatsächlichen Metamorphosen oder auch der Bedeutung dieser im Haushalt der Pflanze gewonnen zu haben, während für andere, auch für einige verbreitete Stoffe, nicht viel mehr als Existenz und Entstehung in der Pflanze festgestellt ist. Dieser lückenhaften Kenntnisse halber ist aber eine allseitig abgerundete Darstellung der Stoffmetamorphosen unmöglich.

Die Bildung der zum Aufbau der Pflanzen nöthigen Stoffe ist nie der ein-

---

1) Literatur bei Mohl, Vegetab. Zelle 1851, p. 95.

zige Zweck der Stoffmetamorphosen, durch welche stets auch zum Aufbau des Organismus und zum Unterhalt des Lebens unerlässliche Betriebskräfte gewonnen werden müssen. Zu den oft tiefgreifenden Zertrümmerungen, durch welche mit dem Nährmaterial eingeführte Spannkraft in lebendige Kraft übergeführt wird, gehört die Athmung, welche in einem besonderen Kapitel eingehender besprochen werden muss. Da bei der in keiner lebensthätigen Zelle fehlenden Athmung stets Kohlensäure entsteht und ausgegeben wird, so wird in keiner Pflanze die Gesammtmasse des eingeführten Nährmaterials, resp. der Derivate dieses vorgefunden. Nennen wir die Metamorphosen, in welchen Baumaterial oder zu fernerer Verarbeitung geeignete, also plastische Stoffe erzeugt werden, »assimilirenden Stoffwechsel«, so können wir als »zerstörenden oder destruktiven Stoffwechsel« diejenigen Metamorphosen bezeichnen, durch welche zu fernerer Verarbeitung nicht bestimmte Körper gebildet werden [1]), sei es, dass diese Excrete in der Pflanze verbleiben oder in irgend einer Form in die Umgebung ausgegeben werden.

Assimilirender und destruktiver Stoffwechsel, die beide unerlässlich für das Fortkommen einer Pflanze sind, lassen sich übrigens nicht allgemein als zwei bestimmt geschiedene Vorgänge gegenüber stellen, vielmehr greifen beide auf das innigste ineinander, und häufig genug mag bei chemischer Metamorphose eines Körpers zugleich ein Excret und ein plastischer Stoff gebildet werden. Das dürfte wohl sehr gewöhnlich, wenn nicht gar stetig, bei dem Kohlensäure als Excret liefernden Athmungsprozess zutreffen, der Hand in Hand mit anderweitigen Stoffumwandlungen im Protoplasma sich abspielt. Und wenn auch Entstehung eines Excretes nicht immer mit jedem Prozesse verbunden zu sein braucht, so dürften doch Zerspaltungen complicirter aufgebauter chemischer Körper im lebensthätigen Protoplasma immer vor sich gehen, ja die chemischen Metamorphosen, welche Stärke, Oel, Proteinstoffe u. a. im Protoplasma erfahren, mögen wohl allgemeiner durch Bildung und Entbildung complexer Molekülverbindungen vermittelt werden. Sind wir auch in dieser Hinsicht wesentlich auf Vermuthungen angewiesen, so ist doch soviel gewiss, dass plastische Stoffe nicht selten durch Zertrümmerung complicirterer Molekülverbindungen entstehen, und ich erinnere hier nur an die Bildung von Asparagin und anderen im Stoffwechsel wieder verwendbaren Amiden durch Zersetzung von Proteinstoffen.

Der assimilirende Stoffwechsel in unserem Sinne kann also in chemischer Hinsicht sowohl eine Association als eine Dissociation molekularer Verbindungen vorstellen und ist keineswegs immer, oder auch nur in hervorragender Weise, ein zu complexeren Molekülvereinigungen führender synthetischer Prozess. Solche Synthesen kommen freilich auch vor, wie u. a. die Bildung von Eiweissstoffen aus Kohlehydraten und Stickstoffverbindungen lehrt, und ebenso die durch Arbeit der Lichtstrahlen vermittelte Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser, Stoffwechselprozesse, welche aus praktischen Rücksichten, und weil sie einer Einfuhr von Nahrung entsprechen, schon gesondert abgehandelt wurden.

Je nach den Entwicklungsstadien und Thätigkeitsverhältnissen einer Zelle

---

1) Synonym mit assimilatorischem resp. destruktivem Stoffwechsel liess sich wohl auch progressive, resp. regressive Metamorphose anwenden.

oder in einem nicht absorptionsfähigen Boden cultivirt wird (§ 12). Solche Aenderungen im Boden, mögen sie nun durch Wurzelausscheidungen oder auf andere Weise bewirkt sein, fallen gewiss mehr oder weniger ins Gewicht, wenn es sich um Concurrenz mit anderen Pflanzen handelt, und so dürften jene in einem gegebenen Falle auch einmal die Ursache werden, dass eine Pflanze von einer anderen unterdrückt wird. Dann würde aber auch nicht ganz unberechtigt sein die seit Brugmans und Coulon vielfach vertretene, später aber verlassene Anschauung, nach welcher in Folge von Wurzelausscheidungen gewisse Pflanzen sich nicht miteinander vertragen sollen. Freilich wurde die ja thatsächlich vorkommende Wurzelausscheidung in quantitativer Hinsicht überschätzt und mit Unrecht ein direkt schädlicher oder gar tödtlicher Einfluss auf andere Vegetabilien angenommen[1]).

Kapitel VI.

Die Stoffumwandlungen in der Pflanze.

§ 54. Durch mannigfache Wechselwirkungen und Umlagerungen gehen die zahlreichen in der Pflanze vorkommenden chemischen Verbindungen aus den in den Organismus eingeführten organischen und anorganischen Nährstoffen hervor. Die Gesammtheit der sich abspielenden Metamorphosen und der Verlauf dieser wird aber nicht durch die endlich vorhandenen Körper angezeigt, da manche nur vorübergehend auftretende Verbindungen weiter verarbeitet werden, und somit nicht alle Produkte des Stoffwechsels dauernd in dem Organismus verbleiben. Als endliches Ziel muss aber der Physiologie eine vollständige Kenntniss aller der Umlagerungen und Wechselwirkungen vorschweben, welche irgend ein Stofftheilchen zu durchlaufen hat, von dem Augenblicke ab, wo es in die Pflanze gelangt, bis dahin, wo es fernere Umwandlung im Organismus nicht mehr erfährt, und erst dann, wenn diese Umlagerungen causal und in ihrer Bedeutung für die Pflanze aufgedeckt sind, wird ein allseitig zufriedenstellendes Bild der Stoffmetamorphosen gewonnen sein. Eine so tiefe Einsicht liegt freilich zur Zeit in keinem Falle vor, vielmehr müssen wir uns damit begnügen, wenigstens für gewisse Körper eine mehr oder weniger weitgehende Kenntniss der thatsächlichen Metamorphosen oder auch der Bedeutung dieser im Haushalt der Pflanze gewonnen zu haben, während für andere, auch für einige verbreitete Stoffe, nicht viel mehr als Existenz und Entstehung in der Pflanze festgestellt ist. Dieser lückenhaften Kenntnisse halber ist aber eine allseitig abgerundete Darstellung der Stoffmetamorphosen unmöglich.

Die Bildung der zum Aufbau der Pflanzen nöthigen Stoffe ist nie der ein-

1) Literatur bei Mohl, Vegetab. Zelle 1851, p. 95.

zige Zweck der Stoffmetamorphosen, durch welche stets auch zum Aufbau des Organismus und zum Unterhalt des Lebens unerlässliche Betriebskräfte gewonnen werden müssen. Zu den oft tiefgreifenden Zertrümmerungen, durch welche mit dem Nährmaterial eingeführte Spannkraft in lebendige Kraft übergeführt wird, gehört die Athmung, welche in einem besonderen Kapitel eingehender besprochen werden muss. Da bei der in keiner lebensthätigen Zelle fehlenden Athmung stets Kohlensäure entsteht und ausgegeben wird, so wird in keiner Pflanze die Gesammtmasse des eingeführten Nährmaterials, resp. der Derivate dieses vorgefunden. Nennen wir die Metamorphosen, in welchen Baumaterial oder zu fernerer Verarbeitung geeignete, also plastische Stoffe erzeugt werden, »assimilirenden Stoffwechsel«, so können wir als »zerstörenden oder destruktiven Stoffwechsel« diejenigen Metamorphosen bezeichnen, durch welche zu fernerer Verarbeitung nicht bestimmte Körper gebildet werden[1]), sei es, dass diese Excrete in der Pflanze verbleiben oder in irgend einer Form in die Umgebung ausgegeben werden.

Assimilirender und destruktiver Stoffwechsel, die beide unerlässlich für das Fortkommen einer Pflanze sind, lassen sich übrigens nicht allgemein als zwei bestimmt geschiedene Vorgänge gegenüber stellen, vielmehr greifen beide auf das innigste ineinander, und häufig genug mag bei chemischer Metamorphose eines Körpers zugleich ein Excret und ein plastischer Stoff gebildet werden. Das dürfte wohl sehr gewöhnlich, wenn nicht gar stetig, bei dem Kohlensäure als Excret liefernden Athmungsprozess zutreffen, der Hand in Hand mit anderweitigen Stoffumwandlungen im Protoplasma sich abspielt. Und wenn auch Entstehung eines Excretes nicht immer mit jedem Prozesse verbunden zu sein braucht, so dürften doch Zerspaltungen complicirter aufgebauter chemischer Körper im lebensthätigen Protoplasma immer vor sich gehen, ja die chemischen Metamorphosen, welche Stärke, Oel, Proteinstoffe u. a. im Protoplasma erfahren, mögen wohl allgemeiner durch Bildung und Entbildung complexer Molekülverbindungen vermittelt werden. Sind wir auch in dieser Hinsicht wesentlich auf Vermuthungen angewiesen, so ist doch soviel gewiss, dass plastische Stoffe nicht selten durch Zertrümmerung complicirterer Molekülverbindungen entstehen, und ich erinnere hier nur an die Bildung von Asparagin und anderen im Stoffwechsel wieder verwendbaren Amiden durch Zersetzung von Proteinstoffen.

Der assimilirende Stoffwechsel in unserem Sinne kann also in chemischer Hinsicht sowohl eine Association als eine Dissociation molekularer Verbindungen vorstellen und ist keineswegs immer, oder auch nur in hervorragender Weise, ein zu complexeren Molekülvereinigungen führender synthetischer Prozess. Solche Synthesen kommen freilich auch vor, wie u. a. die Bildung von Eiweissstoffen aus Kohlehydraten und Stickstoffverbindungen lehrt, und ebenso die durch Arbeit der Lichtstrahlen vermittelte Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser, Stoffwechselprozesse, welche aus praktischen Rücksichten, und weil sie einer Einfuhr von Nahrung entsprechen, schon gesondert abgehandelt wurden.

Je nach den Entwicklungsstadien und Thätigkeitsverhältnissen einer Zelle

---

1) Synonym mit assimilatorischem resp. destruktivem Stoffwechsel liess sich wohl auch progressive, resp. regressive Metamorphose anwenden.

wird entweder der assimilirende Stoffwechsel den destruktiven relativ überwiegen oder ein umgekehrtes Verhältniss bestehen. Das erstere mag wohl gewöhnlich in intensiv wachsenden oder sonst reichlich Stoffumwandlungen ausführenden Zellen zutreffen, während mit dem Nachlassen oder Erlöschen solcher Thätigkeit in lebenden Zellen die Athmung als zerstörender Stoffwechsel fortdauert.

Unter den chemischen Produkten des Stoffwechsels stehen sich Excrete und plastische Stoffe keineswegs streng geschieden gegenüber, denn nicht zu selten ist derselbe Stoff an gewissen Stellen einer Pflanze als Excret anzusprechen, während er in anderen Zellen plastisch, d. h. zu weiterer Verarbeitung bestimmt ist. Es mag hier an die auch in hungernden Pflanzen bleibenden Stärkekörner in den Schliesszellen der Spaltöffnungen und in den Zellen der Wurzelhaube erinnert werden, an den Zucker, der durch Ausscheidung in Nektarien im Allgemeinen dem Stoffwechsel entzogen wurde, ja selbst die unverändert im Pflanzenkörper verharrenden Zellwände müssten wir dieserhalb consequenterweise als Excrete bezeichnen, während in anderen Fällen Cellulose als plastisches Reservematerial im Samen aufgespeichert ist. Auch die zumeist unverändert an ihrem Bildungsort verharrenden Krystalle von Calciumoxalat werden wenigstens in einzelnen Fällen wieder gelöst und für viele Körper, wie u. a. für Gummiarten, Schleime, Gerbsäure u. a., muss es fraglich bleiben, ob sie allgemein Excrete vorstellen. Ja es ist nicht unmöglich, dass z. B. Harze und ätherische Oele, die zumeist wohl entschiedene Excrete sind, in anderen Fällen in fernere Metamorphosen als plastisches Material gezogen werden. Körper, die, einseitig nach ihrer Nichtverarbeitbarkeit im Organismus beurtheilt, Excrete sind, können aber deshalb für die Pflanze anderweitige Bedeutung haben und müssen vielleicht sogar gerade deshalb, weil sie bestimmten anderen Funktionen dienen, dem Stoffwechsel entzogen sein. Es mag hier u. a. nur an die Anlockung der Insekten durch die Nektarien, an die Festigung der Pflanze durch die Zellwände und an die von vielen Pilzen nach Aussen abgegebenen Fermente erinnert sein, durch welche letztere Stoffe in aufnehmbare Form übergeführt werden.

Die aus der Pflanze ausgeschiedenen Stoffe, die Secrete, werden im Allgemeinen, weil sie ja dem Organismus entzogen werden, Excrete sein, ohne dieserhalb zur Verarbeitung in Pflanzen unfähige Körper sein zu müssen. Fasst man aber nicht die ganze Pflanze, sondern einzelne Zellen dieser ins Auge, so können die Secrete dieser ebensowohl plastische Stoffe sein, wie es ja überall zutrifft, wo zu fernerer Verarbeitung bestimmtes Material aus einer Zelle in eine andere wandert. Indem wir, wie das auch in der Thierphysiologie üblich ist, unter Secreten auch innerhalb des Organismus verbleibende Ausscheidungen aus Elementarorganen verstehen, ist damit auch zugleich gekennzeichnet, dass ein Secret nicht Excret sein muss.

Hand in Hand mit dem Stofftransport in der Pflanze vollziehen sich leichtere oder auch tiefgreifende Metamorphosen, die im Dienste der Stoffwanderung eben nöthig sind, um die in Zellen eingeschlossenen Körper in diosmirende Form zu bringen und deren Ansammlung in anderen Zellen zu bewirken (vgl. § 12), in denen sie entweder direkt Verwendung finden oder als Reservematerial magazinirt werden. In diesem, sowie in dem die Stoffwanderung behan-

delnden Kapitel sind vielfache Beispiele zu finden, aus denen hervorgeht, dass plastisches Material öfters mannigfache Umwandlungen zum Zwecke der Translocation erfährt, ehe es an geeignetem Orte seine endliche Verwendung findet. Ehe diese erreicht ist, kann also eine lange Reihe von Wechselwirkungen und Umlagerungen stattgefunden haben, deren Verlauf durchaus nicht ohne weiteres aus der Kenntniss des ursprünglichen Nährmaterials oder irgend eines Ausgangsgliedes und der endlichen Produkte zu entnehmen ist. Diese können ohnehin vollkommen übereinstimmen, obgleich der Verlauf der Stoffmetamorphosen oder das Nährmaterial wesentlich verschieden war.

Wenn das Auftreten sehr verschiedener Stoffwechselprodukte in der Pflanze unmittelbar darthut, dass aus gleichem Nährmaterial mannigfach verschiedene Körper gebildet werden können, so lehren andere Erfahrungen, insbesondere die Ernährungsversuche mit Pilzen, wie bei sehr verschiedenem organischen Nährmaterial diese Organismen gedeihen und im Wesentlichen qualitativ gleiche Produkte des Stoffwechsels erzeugen (§ 46 u. 47). Denn Schimmelpilze kommen fort, wenn ihnen als einzige organische Nahrung u. a. Zucker oder Weinsäure oder Eiweiss geboten ist. Da bei Ernährung mit letzterem gleichfalls Zellhaut und Oeltropfen gebildet werden, so ist damit zugleich ein anschauliches Beispiel gewonnen, wie mit Zertrümmerung von Proteinstoffen stickstofffreie Körper im Organismus entstehen. Solches tritt uns zwar im Allgemeinen im Stoffwechsel höherer Pflanzen nicht so schlagend entgegen, doch dürfte auch in diesen eine entsprechende Zertrümmerung eiweissartiger Molekülkomplexe eine sehr ausgedehnte Verbreitung haben.

Die Eigenschaft der Pilze, aus mannigfachen Stoffen, die in chemischer Hinsicht sehr verschieden sein können, qualitativ gleiche Produkte zu bilden, setzt eine sehr weitgehende Fähigkeit voraus, molekulare Umlagerungen der mannigfachsten Art vollziehen zu können. Unbegrenzt ist diese Fähigkeit freilich nicht, da augenscheinlich nicht alle in den Organismus aufnehmbaren Stoffe nutzbringend verarbeitet werden können, und begrenzter als bei den Pilzen scheint solche Fähigkeit bei höheren Pflanzen zu sein, in denen übrigens immerhin eine Anzahl chemisch differenter Körper als Nährmaterial sich vertreten. So findet man als organische stickstofffreie, in physiologischer Hinsicht gleichwerthige Reservestoffe in höheren Pflanzen entweder Stärke, oder Zuckerarten, oder Zellhaut, oder fettes Oel, oder auch einige dieser Stoffe nebeneinander abgelagert. Ferner wurden gelegentlich Samen von Gräsern beobachtet, in denen die normalerweise auftretende Stärke durch fettes Oel vertreten war [1]), und endlich vermag die Pflanze die oben genannten Körper ineinander umzuwandeln, so dass z. B. aus Oel Stärke oder Zucker entsteht, oder auch die umgekehrte oder eine andere Verwandlung vor sich geht. Solche mannigfache wechselseitige Umwandlungen können sich gleichzeitig in verschiedenen Organen derselben Pflanze oder in demselben Organe zu verschiedenen Zeiten vollziehen.

Als stickstoffhaltiges Reservematerial kommen in höheren Pflanzen sowohl verschiedene Proteinstoffe, als amidartige Körper vor, und wie diese aus jenen, so können auch umgekehrt Eiweissstoffe aus Amiden in der Pflanze gebildet werden. Vielleicht dienen auch Proteinstoffe, welche ja für Pilze als einzige

1) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 536; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 490.

mer Stoffumwandlungen in umgekehrter Reihenfolge, wie bei der Ablagerung des Reservematerials, vor sich gehen.

Die für den Stoffumsatz maassgebenden Eigenschaften der Zellen werden aber durch äussere Einwirkungen in direkter oder indirekter Weise beeinflusst, und für eine einzelne Zelle oder ein einzelnes Elementarorgan sind aus der Umgebung stammende Eingriffe auch diejenigen, welche von den benachbarten Zellen oder von anderen Organen desselben Individuums ausgehen. Ohne solche Ursachen werden, wie das schon angedeutet ist, die Stoffmetamorphosen bis zu gewissem Grade modificirt, wenn das Nährmaterial sich ändert, zu dessen Verarbeitung der Organismus gezwungen ist. Bekannt ist, dass die Gährprodukte nicht gleich ausfallen, wenn Spaltpilze in verschiedenen Nährmedien cultivirt werden, und dass Analoges bei Blüthenpflanzen vielleicht im Hungerzustand eintritt, wurde bereits oben angedeutet. Anders ist es ja auch nicht, wenn den in wässriger Lösung cultivirten Pflanzen Hippursäure als Stickstoffmaterial geboten ist, und als Nebenprodukt Benzoesäure auftritt, welche ausserdem von den cultivirten Pflanzen nicht gebildet wird. Damit ist zugleich angedeutet, wie eine richtige Beachtung der Nebenprodukte über Abweichungen im Stoffwechsel und eventuell über gewisse Phasen dieses Aufschluss zu geben vermag. Alle Abweichungen von dem unter den gewöhnlichen Vegetationsbedingungen normalen Verlaufe des Stoffumsatzes sind im Grunde genommen pathologische Phänomene, mag nun die Ursache in dem Nährmaterial, in anderen äusseren Einwirkungen oder in inneren abweichenden Zuständen des Organismus begründet sein. Wie aber der Natur der Sache nach normale und pathologische Vorgänge keineswegs durchgreifend, sondern nur graduell geschieden sind, so ist auch eine bestimmte Grenze zwischen dem normalen und pathologischen Stoffwechsel nicht zu ziehen.

Die chemische Analyse von Pflanzen lehrt nicht nur mit dem Nachweis der in der Pflanze bestehenden Verbindungen, im Vergleich zu dem gebotenen Nährmaterial, die Existenz von Stoffmetamorphosen kennen, sondern ist vielfach auch im Stande, bestimmte Umwandlungen zu kennzeichnen. Es ist dieses insbesondere dann der Fall, wenn das Verschwinden eines Körpers und das gleichzeitige Auftreten eines oder einiger anderer unter Umständen nachzuweisen ist, die jenen als einzig mögliches Bildungsmaterial für diesen oder diese kennzeichnen. Dieses kann zuweilen schon durch qualitative Analyse, in anderen Fällen nur durch quantitative Analyse unter Berücksichtigung aller in der Pflanze vorhandenen Körper erreicht werden. Auf diesem Wege wird zunächst wohl die Realität bestimmter Umwandlungen erwiesen, während im Näheren über den Verlauf und die Ursachen dieser, sowie über den Ort, wo sie sich abspielen, keine oder nur unzureichende Kenntnisse gewonnen werden. Zudem werden die üblichen analytischen Methoden öfters nicht diejenigen Verbindungen kennen lehren, in welchen die isolirten Stoffe innerhalb der Pflanze sich fanden, da die mit den Operationen verbundenen Eingriffe eine gewisse Zerlegung herbeiführen können. Auch sind die analytischen Methoden vielfach unzureichend, um alle organischen Verbindungen im Pflanzenkörper genügend isoliren und definiren zu können. Immerhin bildet die makrochemische Analyse den Boden für weiter eindringende Forschungen, und bei richtiger Versuchsanstellung, sowie unter Zuhülfenahme analytischer Bestimmungen der in einzelnen Theilen derselben Pflanze vorhandenen Stoffe, lassen sich öfters weitere Schlüsse über Gang und Bedeutung der Metamorphosen und über die Translocation plastischer Stoffe ableiten.

Erst unter Zuhülfenahme mikrochemischer Methoden aber wird es möglich, die einzelnen Zellen und Zellcomplexe näher zu bestimmen, in welchen sich bestimmte Umwandlungen abspielen, und so das zeitlich verschiedene Auftreten dieser in unmittelbar benachbarten Elementarorganen zu ermitteln. Im Allgemeinen ist nur auf dem durch makroche-

mische Untersuchungen geebneten Boden eine erspriessliche Verwendung solcher mikrochemischen Methoden möglich, deren Aufgabe es ja keineswegs ist, neue Pflanzenstoffe zu entdecken, sondern zunächst den Ort, eventuell auch die Form des Vorkommens bekannter Stoffwechselprodukte zu ermitteln. Unter Beachtung der räumlichen und zeitlichen Vertheilung der nachweisbaren Körper sind dann aber in der That mannigfache Schlussfolgerungen abzuleiten oder wenigstens in eine präcisere Fassung zu bringen, als es auf Grund makrochemischer Analyse des ganzen Pflanzenkörpers oder der isolirten Theile möglich war. Dagegen erlaubt die quantitative Bestimmung durch makrochemische Analyse aus der Bilanz verschiedener Entwicklungsstadien zuweilen Folgerungen abzuleiten, deren Begründung mit dem nur qualitativen Nachweis, welchen ja mikrochemische Methoden allein gewähren, nicht möglich ist. Um noch weitere Aufschlüsse über Ursache und Verlauf der Metamorphosen zu gewinnen, bedarf es in jedem einzelnen Falle noch besonderer, den Umständen angepasster Versuchsanstellungen und Erwägungen. Auf die Besonderheiten, die dieserhalb die Untersuchungen erfordern, kann hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf makrochemische und mikrochemische Methoden. Eine Anzahl mikrochemischer Reaktionen sind bei Nägeli und Schwendener, das Mikroskop 1877, zusammengestellt, über gewisse makrochemische Bestimmungen gibt u. a. Sachsse, die Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteinsubstanzen 1877, Auskunft. Vielfach wird übrigens in den speziellen Arbeiten über die einem bestimmten Zweck angepassten Methoden Aufschluss zu holen sein.

Schon in den Uranfängen der Physiologie begegnen wir begreiflicherweise der Annahme von Stoffumwandlungen in der Pflanze, die sich ja aus der einfachen Erwägung ergeben, dass in der Pflanze die verschiedensten Körper entstehen, welche ihr in der Nahrung nicht geboten sind[1]. Aber freilich erst viel später wurden bestimmte Umwandlungen des in die Pflanze eingeführten Nährmateriales in einer dem wahren Sachverhalt entsprechenden Weise gedeutet. So wies Rollo[2] auf die Zuckerbildung beim Keimen der Gerste hin, und Senebier[3] sprach Stärke und Oel der reifen Samen als aufgespeichertes Nährmaterial an, aus welchem bei der Keimung, die er der Gährung verglich, die verschiedensten Stoffe hervorgehen. Nachdem dann Saussure[4] in dem Verfolg des Athmungsprozesses auch die Abnahme der Trockensubstanz beim Keimen von Samen festgestellt hatte, wurde wohl zuerst von Proust[5] eine vergleichende chemische Analyse eines Samens der Gerste, im ungekeimten und gekeimten Zustand, versucht und aus dem Vergleich der Resultate auf Stoffmetamorphosen, so auf die Entstehung von zuckerartigen Stoffen geschlossen. Durch solche vergleichende Analysen constatirte weiterhin Saussure[6] die Entstehung von Zucker und dextrinartigen Stoffen aus der beim Keimen des Weizens verschwindenden Stärke und später[7] auch die Zuckerbildung aus Oel beim Keimen von fetthaltigen Samen. Waren auch die analytischen Methoden mangelhaft, so war doch der Weg vergleichender Untersuchungen betreten, dessen Verfolgung durch spätere Forscher, wie Hellriegel (1855), Oudemans und Rauwenhoff (1859) u. A. den makrochemischen Boden unserer Kenntnisse über Stoffmetamorphosen schuf.

Die zuvor nur vereinzelt benutzten mikrochemischen Methoden wurden dann weiter ausgebildet und zuerst systematisch zum Verfolg der Stoffumwandlungen in der Pflanze benutzt von Sachs[8], welcher auf Grund seiner Untersuchungen eine zusammenhängende Darstellung über Stoffmetamorphosen der plastischen Materialien und deren Bedeutung für

1) Vgl. Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 492.

2) Annal. d. chimie 1798, Bd. 25, p. 40.

3) Physiolog. végétal. 1800, Bd. 3, p. 406. Vgl. auch de Candolle, Physiologie 1833, Bd. I, p. 170 u. 266.

4) Rech. chim. 1804, p. 16.

5) Annal. d. chim. et d. physique 1817, Bd. 5, p. 342. — Bérard (ebenda 1821, Bd. 16, p. 152 u. 225) stellte vergleichende Analysen mit Früchten verschiedener Reifungsstadien an.

6) Mémoir. d. l. soc. d. physique et d'hist. natur. d. Genève 1833, Bd. 6, p. 237.

7) Biblioth. univers. d. Génève 1842, Bd. 40, p. 370.

8) Ueber einige mikroskopisch-chemische Reaktionsmethoden. Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1859, Bd. 36, p. 5, u. Keimung d. Schminkbohne ebenda 1859, Bd. 37, p. 57. Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum d. Zellhäute liefern, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 183.

Stoffwanderung, Aufbau wachsender Pflanzentheile u. s. w. lieferte[1]. Diese Darstellung entspricht in den wesentlichen Punkten, so weit es sich um stickstofffreie Stoffe handelt, unsern heutigen Erfahrungen, nach denen indess auch Proteinstoffe häufiger tiefgreifende Zerspaltungen erfahren (§ 60).

Die Verarbeitung der Nährstoffe ist in der Pflanze, so gut wie im Thiere, zum Aufbau des Organismus und zum Gewinn der nöthigen Betriebskraft nöthig, und wenn die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser immer in richtiger Weise als ein Nährstoffe einführender Prozess angesprochen worden wäre (§ 36), würden schwerlich, wie das oft geschah, der Stoffwechsel in der Pflanze und im Thiere als principiell verschiedene Vorgänge angesprochen worden sein.

Die plastischen Stoffe im Allgemeinen.

§ 55. Ein allseitig abschliessendes Bild des Stoffwechsels ist derzeit weder für eine einzelne Pflanzenart, noch, unter Vernachlässigung der spezifischen Eigenheiten, für die vegetabilischen Organismen im Allgemeinen zu geben. Insbesondere ist für nicht wenige Körper nur ihr thatsächliches Auftreten in der Pflanze bekannt, während sich über die Prozesse, in welchen sie ihren Ursprung nehmen, oder über ihre Bedeutung im Haushalt der Pflanze nichts sicheres aussagen lässt.

Sehen wir nun ab von den als Excrete sich verhaltenden Stoffen und fassen die zu fernerer Verarbeitung in der Pflanze bestimmten Materialien ins Auge, so lassen sich wenigstens eine Reihe von Stoffmetamorphosen kennzeichnen, die zum Zwecke des Aufbaues und des Lebensunterhaltes des Organismus sich vollziehen. Eine vollständige Kenntniss der Stoffmetamorphosen, welche die plastischen Stoffe erfahren, steht uns freilich auch nicht zu Gebote, denn über die Ursachen der Umwandlungen, über den Verlauf der Prozesse selbst, sowie über die in einem Prozess gleichzeitig entstehenden Nebenprodukte ist zumeist wenig oder gar kein Aufschluss gewonnen. Auch ist derselbe chemische Körper, wie schon im vorigen Paragraphen bemerkt wurde, in derselben Pflanze nicht immer seiner ganzen Menge nach zu fernerer Verarbeitung bestimmt, und für manche Stoffe, die in concreten Fällen sicher plastisches Material vorstellen, wie die organischen Säuren, ist es fraglich, ob sie nicht in anderen Fällen nach ihrer Bildung unverändert in der Pflanze verharren. In jedem Falle ist es ein einseitiges Vorgehen, wenn wir die in der Pflanze vorhandenen Stoffe nach Maassgabe ihrer ferneren Verarbeitbarkeit ins Auge fassen, doch ist mit Rücksicht auf die Stoffumwandlungen zur Zeit kaum eine andere Behandlung möglich. Was über die physiologische Bedeutung der unter solchen Gesichtspunkten nicht behandelten Stoffwechselprodukte bekannt oder zu vermuthen ist, wird nachher in besonderen Paragraphen mitzutheilen sein.

Die unzweifelhaft plastischen Materialien sind keineswegs sämmtlich in jeder Pflanze zu finden. So kommen u. a. Mannit und Inulin nur in bestimmten Pflanzen vor, während sie anderen in allen Entwicklungsstadien fehlen, und den Pilzen geht der Regel nach die sonst so allgemein verbreitete Stärke ab. Häufig finden sich übrigens gleichzeitig verschiedene plastische Materialien nebeneinander, und hier kann dann auch der Fall vorkommen, dass ein der

---

1) Vgl. auch Rochleder, Chemie u. Physiol. d. Pflanze 1858, p. 99 u. 147.

Verarbeitung anheimfallender Stoff stets nur in geringer Menge in der Pflanze vorhanden ist. Ferner können Körper, die zeitweise in Menge in der Pflanze auftreten, in anderen Lebensphasen gänzlich fehlen und durch andere plastische Materialien ersetzt sein. Beachten wir ferner, dass gewisse, sehr verbreitete und zum Theil in erheblicher Menge in Pflanzen vorkommende Körper, wie Oxalsäure, Gerbsäure, Gummi sich wie Excrete verhalten, so ist klar, dass nur die Thatsache der Verarbeitung, nicht aber allgemeinere oder beschränktere Verbreitung, sowie Vorkommen in grösserer oder geringerer Menge darüber entscheiden kann, ob ein Stoff plastisches Material vorstellt. Ist nun auch in physiologischer Hinsicht eine Trennung in allgemein verbreitete und besondere Pflanzenstoffe, wie sie Rochleder [1]) vorschlug, nicht zu billigen, so ist doch nicht zu verkennen, dass die meisten derjenigen Körper, welche wie Alkaloide, Glycoside u. a. nur in bestimmten Pflanzen und in diesen meist nur in geringer Menge vorkommen, sich wie Excrete zu verhalten scheinen.

Natürlich wird die Physiologie dahin streben müssen, die Prozesse zu erkennen, in welchen solche specifische Stoffe entstehen, sowie deren Bedeutung für die bestimmte Pflanze nachzuweisen. Somit wird auch eine Frage sein, ob ohne solche spezifische Stoffe eine bestimmte Pflanze nicht bestehen oder ob ohne besonderen Nachtheil für die Pflanze der Stoffwechsel solche Modifikationen erleiden kann, dass die Bildung des besonderen Pflanzenstoffes unterbleibt. Zwar lässt sich aus den nicht seltenen weissen Varietäten blau blühender Pflanzen, aus dem Fehlen des Amygdalins in den Früchten von Amygdalus communis var. dulcis entnehmen, dass bestimmte solcher spezifischen Stoffe ohne Nachtheil für die Pflanze fehlen können, doch darf man diese Schlussfolgerung nicht ohne Weiteres verallgemeinern. Die kleine Menge von Eisen, dessen die Pflanze bedarf, mag daran erinnern, dass ein Stoff auch dann unentbehrlich sein kann, wenn er nur in sehr geringer Menge in der Pflanze sich findet, während die allverbreitete Kieselsäure ein nicht nothwendiger Körper ist.

Die Stoffwechselprodukte verwandter Pflanzen können unter sich verschiedener sein, als die systematisch entfernter stehender Pflanzen. So führt u. a. nur ein Theil der Hutpilze Mannit als plastisches Material, und die Samen der Papilionaceen enthalten theilweise Stärke, theilweise fettes Oel als Reservestoffe. Ferner sei daran erinnert, dass z. B. Indigo, Cumarin, Chrysophansäure in Pflanzen verschiedener Familien vorkommen und sich keineswegs in allen derselben Familie zugehörigen Pflanzen finden. Allerdings können auch verwandte Pflanzen gewisse Uebereinstimmung bieten. So tritt Asparagin in den Samen der Papilionaceen besonders reichlich als Stoffwechselprodukt beim Keimen auf, und weitere Beispiele bieten sich reichlicher, wenn man die weniger verbreiteten Pflanzenstoffe ins Auge fasst. Es genüge hier, an das Chinin in dem Genus Cinchona zu erinnern, und weiter sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass in verwandten Pflanzen sich zuweilen chemisch verwandte Körper vertreten, so z. B. das Populin der Pappel, das verwandte Salicin in der Weide [2]). Ein allgemein durchgreifender Zusammenhang zwischen natürlicher Verwandtschaft und chemischen Stoffwechselprodukten, wie ihn Rochleder [3]) vermuthete,

1) Phytochemie 1854, p. 317.
2) Ueber Verbreitung der Pflanzenstoffe vgl. Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871.
3) Phytochemie 1854, p. 259.

besteht aber jedenfalls nicht, gleichviel ob wir die plastischen Stoffe oder andere Stoffwechselprodukte ins Auge fassen.

Die eingeführten Nährstoffe werden entweder unmittelbar als Bau- und Betriebsmaterial verarbeitet oder fallen erst späterhin dieser Verarbeitung anheim, nachdem sie längere oder kürzere Zeit in der Pflanze als Reservematerial aufgespeichert waren. Ohne einen gewissen Aufwand und ohne gewisse Verluste ist im Allgemeinen Magazinirung und Fortbewegung nicht zu vollbringen, ja öfters sind es tiefgreifende Metamorphosen, welche mit der Ansammlung des Reservemateriales, sowie mit dessen Fortbewegung nach den Verbrauchsorten verbunden sind. So geht z. B. häufig in reifenden Samen fettes Oel aus Stärke oder Glycose hervor, um bei der Fortbewegung von den Aufspeicherungsorten die umgekehrte Verwandlung zu erfahren. Als Beispiel tiefer Zerspaltung sind insbesondere auch die Fälle zu nennen, in denen aus Reserveproteinstoffen Amide entstehen, welche die Fortwanderung vermitteln und an Verbrauchsorten wieder zur Regeneration von Eiweissstoffen dienen. In solchen Fällen, wo zeitlich und räumlich getrennt Prozesse verlaufen, tritt besonders klar hervor, welche Kette von Umwandlungen ein in die Pflanze eingeführter Nährstoff durchzumachen haben kann, ehe er seine endgültige Verwendung in dem Organismus findet. Es gilt dieses sowohl für die organischen stickstofffreien und stickstoffhaltigen, als auch für die anorganischen Nährstoffe, die ja ohnedies nur in Wechselwirkung und Verbindung mit organischen Stoffen Bedeutung im Stoffwechsel der Pflanze haben (§ 51). Nur die Unkenntniss dieses Zusammenwirkens nöthigt, die in der Asche auftretenden Elementarstoffe bei Betrachtung der Metamorphosen des übrigen organischen Materiales fast ganz unberücksichtigt lassen zu müssen.

Ebenso lässt es die derzeitige Sachlage vortheilhaft erscheinen, gesondert die Metamorphosen stickstofffreier und stickstoffhaltiger Körper zu behandeln, obgleich auch diese eng verkettet und wohl öfter unter gegenseitiger Umwandlung sich abspielen, wie das aus einigen mitzutheilenden Thatsachen unzweifelhaft hervorgeht. Indem wir hier die Metamorphosen ihrer selbst halber im Auge haben, können wir auf die in einem besonderen Kapitel zu behandelnde Stoffwanderung nur nebenbei Rücksicht nehmen, und auch hinsichtlich des Athmungsstoffwechsels muss auf das Kap. VIII verwiesen werden.

Das endliche Ziel der speziell die Baustoffe liefernden Prozesse ist natürlich mit der Kenntniss dieser gezeichnet. Insbesondere handelt es sich also um die Bildung von Zellhautmaterial und der zur Constituirung des Protoplasmakörpers nöthigen Stoffe. Sicher nehmen an dem Aufbau des Protoplasmas stickstoffhaltige, der Gruppe der Proteinstoffe zuzuzählende Körper Theil, doch lässt sich die Qualität dieser weder genau präcisiren, noch sagen, welche der sonst vorhandenen Stoffe unabänderlich zu dem eigentlichen Baumaterial des Körpers gehören, und welcher Körper in dem Protoplasma nur als Metaplasma (§ 7), also als nicht integrirende Bausteine des Protoplasmakörpers vorhanden sind. Thatsächlich finden sich im Protoplasma immer verschiedene Stoffe, fettes Oel sowie irgend ein Kohlehydrat scheinen nie zu fehlen, und auch noch andere organische Körper mögen stets vorhanden sein [1]. Diese Bausteine sind aber durchaus nicht

[1] Vgl. Hofmeister, Zelle 1867, p. 1. Analysen d. Protoplasmas von Aethalium septicum wurden ausgeführt von Braconnot (Annal. d. chim. 1811, Bd. 80, p. 283) und Rodewald

unveränderliche Gebilde, erfahren vielmehr häufig Wandlungen, welche auch ihre chemische Qualität berühren. Für die Zellhaut sind Aenderungen verschiedener Art bekannt, und für den Protoplasmakörper (abgesehen von Metaplasma) dürfen wir solche gleichfalls annehmen. Denn schon die Entstehung von Chlorophyllkörpern sind u. a. wohl mit chemischer Aenderung verknüpfte Vorgänge. Sowohl die chemische Natur der Baustoffe, als auch der Organisation des Protoplasmas sind uns viel zu wenig bekannt, um beurtheilen zu können, ob spezifische Differenzen in Protoplasmakörpern durch chemische Unterschiede von Molekülkomplexen oder, bei gleichem Materiale, durch eine ungleiche Zusammenfügung zum Organismus bedingt sind.

Die stickstofffreien plastischen Stoffe.

§ 56. Von den in Pflanzen verbreiteteren Stoffen funktioniren als plastische Materialien namentlich verschiedene Kohlehydrate, Mannit und fette Oele[1]. Dagegen ist es noch fraglich, ob Aepfelsäure, Citronensäure, Weinsäure, von denen eine oder einige wohl in jeder Pflanze sich finden, als plastisches Material dienen oder der Regel nach zu anderen Funktionen bestimmt sind. Nach der Fähigkeit von Pilzen, die Salze dieser Säuren als gute Nährstoffquellen benutzen zu können, darf diese Frage nicht schlechthin beantwortet werden, weil ja, wie früher hervorgehoben wurde, in manchen Fällen Stoffe nicht zur Verarbeitung bestimmt sind, welche sonst in hervorragender Weise als plastisches Material dienen.

Von den Kohlehydraten sind Glycose, Stärke und Rohrzucker die am allgemeinsten vorkommenden plastischen Stoffe, denen sich, was Verbreitung anbelangt, fettes Oel anschliesst. Die Bezeichnung Glycose wird hier allgemein für alkalische Kupferoxydlösung reducirende Zuckerarten benutzt, von denen übrigens nur der Dextrose (Traubenzucker) und der Laevulose (Fruchtzucker) allgemeinere Verbreitung zuzukommen scheint. In wie weit diese beiden Glycosen sich getrennt oder vereint in Pflanzen finden, ist zumeist noch nicht näher untersucht[3]. Die anderen plastischen Kohlehydrate haben ein beschränkteres Vorkommen[4]. Inulin findet sich nur in bestimmten Familien als Reservematerial[5] und Trehalose (Mycose) scheint eine in gewissen Pilzen mehr oder weniger vorwiegende Zuckerart zu sein[6]. Mannit ist gleichfalls in manchen Pilzen und auch in andern Pflanzen vorhanden[7].

(mitgetheilt in Reinke's Lehrbuch d. Bot. 1880, p. 46). Müntz (Annal. d. chim. et d. phys. 1876, V sér., Bd. 8, p. 63) wies die Existenz von Trehalose in Aethalium nach.

1) Da nicht alle plastischen Materialien der Stärke verwandte Kohlehydrate sind, kann man jene nicht wohl mit Hanstein »Amyloide« nennen. Besser würde man mit Liebig (Die Chemie in Anwendg. auf Agricultur etc. 1876, 9. Aufl., p. 221) »Protoplastem« als Bezeichnung für die gesammten Nährstoffe in der Pflanze benutzen können.

2) Es ist übrigens noch zu untersuchen, ob sich nicht Maltose häufiger findet.

3) Vgl. Sachsse, Die Chemie u. Physiol. d. Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 194 u. 216.

4) Welcher Art der nach Drude (Die Biologie von Monotropa 1873, p. 48) in Monotropa die Stärke vertretende Stoff ist, muss dahingestellt bleiben.

5) Weiteres siehe § 66.

6) Sachsse l. c., p. 242; Müntz, Annal. d. chim. et d. phys. 1876, V sér., Bd. 7, p. 58.

7) Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871, p. 610; Müntz l. c.

Unter den verbreiteten Kohlenhydraten scheinen Gummiarten und Schleimstoffe der Regel nach zu fernerer Verarbeitung nicht bestimmte Stoffwechselprodukte zu sein (§ 64), auch fette Oele verhalten sich gelegentlich als Excrete, wofür die in vielen Lebermoosen vorkommenden Oelkörper ein Beispiel liefern[1]. Uebrigens finden sich in Samen qualitativ verschiedene Fettarten als verarbeitbares Reservematerial, und z. B. in Samen von Cacao und Myristica moschata[2] auch bei gewöhnlicher Temperatur feste Gemenge. Die Wachsarten dagegen, welche freilich sich wesentlich in Zellwänden und auf deren Oberfläche finden, scheinen dem Stoffwechsel entzogene Gemenge zu sein.

Ueber das Vorkommen dieser plastischen Stoffe wird, soweit es sich um Reservestoffe handelt, noch in § 66 gesprochen werden. Einer besonderen Bemerkung bedarf es kaum, dass in vegetirenden Pflanzentheilen die löslichen Körper stets gelöst vorkommen, Stärke aber sich nur in Körnerform findet, während fettes Oel entweder in Tropfenform auftritt oder auch so fein vertheilt im Protoplasma sein kann, dass es erst bemerklich wird, nachdem ein Zusammenfliessen in Tröpfchen bewerkstelligt wurde[3]. Ob das Inulin, welches sich in der Zelle stets gelöst vorfindet, mit dem Tode aber sich ausscheidet, deshalb in Lösung gehalten wird, weil eine lösliche Modifikation oder weil eine besondere Verbindung in der lebenden Zelle besteht, muss noch dahin gestellt bleiben. Uebrigens ist nach Dragendorff eine lösliche Modifikation künstlich darstellbar[4].

Die genannten plastischen Stoffe erfahren die mannigfaltigsten Umwandlungen ineinander und wenn in höheren Pflanzen noch nicht alle denkbaren Uebergänge beobachtet wurden, so ist doch vielleicht keine Combination unmöglich, wenigstens ist dieses mit Rücksicht auf die Pilze anzunehmen, welche mit jedem einzelnen der genannten Körper, sofern er in aufnehmbarer Form als stickstofffreie Nahrung geboten ist, sich [illegible] auszubilden. Das Verhalten in höheren Pflanzen lehrt [illegible], dass die genannten Stoffe nicht gleichwerthig [illegible]. So sehen wir Inulin [illegible] Rohrzucker der Regel nach als Reservematerial [illegible], während Stärke, Glycose und Oel zwar häufig als Reservematerial auftreten, [illegible] die Stoffwanderung vermitteln und in [illegible] Zellen als [illegible] zur Verwendung kommen. Wenn nun auch Oel, wenigstens in sehr geringen Mengen, vielleicht in jedem Protoplasma [illegible] jede Pflanze Stärke oder Glycose bilden. In Pilzen fehlt Stärke der Regel nach, und Glycose ist z. B. bei der Keimung des Hanfes [illegible] mitgetheilt werden, nicht zu finden, während unter Verwendung von dem als Reservematerial gebotenen fetten Oel Stärke und Zellhaut gebildet wird.

Nach diesen und anderen [illegible] Erfahrungen lässt sich also kein einzelner Körper als ein zum Zwecke der Verarbeitung durchaus nothwendiges Durchgangsglied bezeichnen. Da indess bei solcher Verarbeitung aus verschiedenem Materiale gleichartige Produkte gebildet werden, also in irgend einer Stufe des Stoffwechsels eine materielle Uebereinstimmung erzielt werden muss, so ist es immerhin möglich, dass allgemein die zu verarbeitenden stickstofffreien

---

1) Pfeffer, Die Oelkörper d. Lebermoose. Flora 1874, p. [illegible].
2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. [illegible].
3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 2[illegible]. 4) Vgl. Sachsse, l. c., p. 129.

Stoffe einmal in den molekularen Aufbau der Glycose übergeführt werden, die deshalb, wenn diese Zwischenstufe schnell durchlaufen wird, niemals in nachweisbarer Menge vorhanden zu sein braucht. Ohne genügende Einsicht in die thatsächlich sich vollziehenden Umlagerungen lässt sich eine solche Annahme nicht erweisen, für die nur einige durchaus nicht vorwurfsfreie Argumente geltend gemacht werden können, welche im Allgemeinen darauf hinauskommen, dass Glycose ein häufig der endlichen Verarbeitung von plastischem Materiale vorausgehendes Produkt ist, und die verarbeitbaren Nährstoffe nicht gleichwerthig bei der Ernährung sind. Stärke muss ja ohnehin in lösliche Stoffe übergehen, die mit Wahrscheinlichkeit Glycose sein dürften, aber auch der leicht lösliche Rohrzucker scheint eine derartige Umwandlung vor der Verarbeitung zu erfahren, da er in Traubenzucker übergeführt wird, wenn er Pilzen als Nahrung geboten ist, und in höheren Pflanzen jedenfalls der Regel nach vor seiner Verwendung Umwandlungen erleidet.

Die physiologische Ungleichwerthigkeit der chemisch verwandten Kohlehydrate folgt daraus, dass Schleim und Gummi Excrete zu sein pflegen, und dass Sprosspilze den Milchzucker nicht vergähren können. Hiernach insbesondere ist zu vermuthen, dass Zuckerarten und überhaupt Körper nur insoweit in dem Gährungsprozess umgesetzt werden, als die Sprosspilze Traubenzucker aus denselben zu bilden vermögen. Auch liefert die schon erwähnte Zerlegung der Traubensäure durch Pilze ein Beispiel, dass nahe verwandte Körper, in diesem Fall rechts und links drehende Weinsäure, nicht gleich leicht verarbeitbar sind. Selbstverständlich kommen hinsichtlich der Verarbeitung die spezifischen und zeitlich nicht selten veränderlichen Eigenheiten der Zelle in Betracht. Durch solche ist es ja u. a. bedingt, dass ausgezeichnet plastische Stoffe in gewissen Fällen sich wie Excrete verhalten, und andere Metamorphosen während der Ansammlung der Reservestoffe, als bei deren Wiederverwendung sich abspielen können.

Die nächste innere Ursache einer Metamorphose lässt sich zur Zeit dann näher bezeichnen, wenn ein Körper isolirbar ist, welcher ausserhalb des lebenden Organismus dieselben Umwandlungen bewirkt, wie in der lebenden Pflanze. Eine ausgedehnte Verbreitung besitzt nur die Diastase, ein Stärke in Glycose überführendes Ferment, während Invertin, das Rohrzucker in Glycose überführende Ferment, nur beschränkt vorkommt. Die Diastase hat auch die Fähigkeit, wenigstens die in den Stärkekörnern enthaltene Cellulose in Glycose umzuwandeln, doch lässt sich aus dem Eindringen von manchen parasitischen Pilzen und aus den Wirkungen einzelner Spaltpilze auf ein von diesen Organismen ausgeschiedenes, auch andere Cellulose lösendes Ferment schliessen. Ferner kommt Spaltpilzen die Fähigkeit zu, Milchzucker in gährungsfähigen Zucker überzuführen[1].

Andere, auf die genannten stickstofffreien plastischen Stoffe wirkende Fermente sind noch nicht bekannt, denn die Isolirung eines Fette zerspaltenden Fermentes ist noch zweifelhaft, obgleich in keimenden Samen Oele unter Bildung von Fettsäuren zerlegt werden[2]. Die Prozesse, welche durch die bis

1) Vgl. § 47, u. Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 12.

2) Nach Durin (Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI sér., Bd. 3, p. 266) soll die aus manchen Rübensäften sich ausscheidende Gallerte aus Rohrzucker Cellulose zu bilden ver-

dahin isolirten Fermente veranlasst werden, sind hydrolytische Spaltungen, während noch kein Ferment aus Pflanzen dargestellt werden konnte, das unter Wasserentziehung Körper von höherem Moleculargewicht zu bilden vermag. Uebrigens sind auch keineswegs für alle im Stoffwechsel der lebenden Pflanze ausgeführten hydrolytischen Spaltungen isolirbare Fermente als bewirkende Ursache erkannt. In allen solchen Fällen muss es fraglich bleiben, durch welche besonderen Wirkungen innerhalb des lebendigen Organismus die uns als Thatsache entgegentretenden Metamorphosen zu Wege gebracht werden, die übrigens zum Theil, so auch die Entstehung von Rohrzucker oder Stärke aus Glycose, Verwandlungen sind, welche die Chemie derzeit nicht auszuführen vermag.

Diastase. Nachdem durch frühere Forschungen das Vorkommen eines diastatischen Fermentes in verschiedenen Pflanzen nachgewiesen war, wurde namentlich durch Baranetzky[1] und Krauch[2] die sehr allgemeine Verbreitung der Diastase ermittelt. Insbesondere findet sich dieses Ferment in vegetirenden Organen, doch kommt es auch in ruhenden Samen und Reservestoffbehältern vor. So führen z. B. die Samen von Pisum sativum, Mirabilis Jalapa, Aesculus hippocastanum nach Baranetzky, sowie Kiefernpollen nach Erlenmeyer[3] Diastase, während dieselbe in reifen Samen von Phaseolus multiflorus und in den ruhenden Knollen der Kartoffel fehlt. Das Ferment fanden Baranetzky und Krauch auch in manchen stärkefreien Pflanzentheilen, so der erstere in den Wurzeln von Daucus carota und Brassica rapa, sowie in den Zwiebelschalen von Allium cepa. Doch wurde diastatische Wirkung nicht für die Auszüge aller stärkeführenden Pflanzentheile erkannt. Krauch konnte in der Birke zu keiner Zeit Diastase nachweisen, und Baranetzky erhielt solches negative Resultat mit ungekeimten Samen von Quercus pedunculata. In derselben Pflanze findet sich Diastase auch nicht gerade immer in allen Theilen. Nach Krauch fehlt dieselbe der Knospe und Rinde der Rosskastanie, während sie in dem Holz der Zweige vorhanden ist, und vielleicht führt sich der von Baranetzky (p. 61) erwähnte Mangel des Fermentes in den Blättern von Melianthus major und Eucalyptus globosus auf eine Localisirung dieses Körpers zurück, der übrigens auch in Blättern anderer Pflanzen, überhaupt in den verschiedensten Pflanzenorganen vorkommt und unter den Pilzen sicher für Spaltpilze bekannt ist, auch in thierischen Organismen nicht vermisst wird.

Bei Einwirkung von Diastase auf Stärkekleister werden zunächst Dextrin und eine Kupferoxyd reducirende Zuckerart gebildet. Bei fortgesetzter Wirkung ist endlich alles in Zucker verwandelt und diese Fortdauer der Umwandlung soll, entgegen einigen älteren Angaben, nach den jüngsten Untersuchungen von Brown und Heron[4], sowie von Kjeldahl[5], durch die sich anhäufende Zuckerart nicht gehemmt werden. Auf die Streitfrage, welche Zuckerart entsteht, gehen wir nicht weiter ein und erwähnen nur, dass nach Brown und Heron (p. 247) nur Maltose erzeugt, und diese auch durch fortgesetzte Diastasewirkung nicht in Dextrose übergeführt wird. Ebenso brauchen wir hier die Frage nicht zu berühren, ob Dextrin nur Zwischenglied allmählicher Umwandlung ist, oder ob diese vermittelt wird durch wiederholte Spaltung, zunächst der Stärke und weiter der gebildeten Dextrine[6]. Unbegrenzt ist übrigens die Wirkung der Diastase nicht, jedoch sehr weitgehend, da nach Payen und Persoz[7] 1 Gewichtstheil jener 2000 Gewichtstheile Stärke in lösliche Produkte

mögen. Die Qualität des als Cellulose angesprochenen Körpers ist indess höchst mangelhaft untersucht und die Schlüsse des Verf. werden um so mehr mit Vorsicht aufzunehmen sein, als Scheibler (Botan. Jahresb. 1874, p. 804) andere Resultate erhielt.

1) Die stärkeumbildenden Fermente 1878.

2) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 77. In diesen Schriften, namentlich bei Baranetzky, ist die ältere Literatur gesammelt.

3) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1874, Heft 2, p. 204.

4) Annal. d. Chemie 1879, Bd. 199, p. 247.

5) Chem. Centralblatt 1880, p. 74. Das Original in Meddelser fra Carlsberg Labor.

6) Vgl. Baranetzky l. c., p. 19, sowie Brown u. Heron l. c. p. 241.

7) Siehe Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 250.

verwandeln kann. Wichtig für die Wirksamkeit der Diastase ist, wie länger bekannt, eine saure Reaktion der Flüssigkeit. Nach Brown und Heron (p. 238) hat neutralisirtes Malzextrakt nur geringere, mit Soda etwas alkalisch gemachtes Extrakt gar keine Wirkungen auf Stärkekleister. Nach Baranetzky (p. 39) begünstigt Ameisensäure die diastatische Umwandlung in höherem Grade als Salzsäure, Essigsäure und Citronensäure, welche sich in ihrer Wirksamkeit kaum unterscheiden. Zuviel Säure wirkt aber nachtheilig und kann die Diastasewirkung ganz aufheben[1]). Diese steigt nach Kjeldahl mit der Temperatur, um bei 63° C. ein Optimum zu erreichen und bei höherer Wärme wieder abzunehmen.

Entgegen den Angaben, dass unverkleisterte Stärkekörner überhaupt nicht, oder wenigstens, wie das auch Brown und Heron (p. 241) hervorhoben, erst nach dem Zertrümmern von Diastase angegriffen werden, beobachtete Baranetzky (p. 41) entschiedene Lösung intakter Stärkekörner schon bei gewöhnlicher Temperatur. Manche Stärkearten wurden leicht und schnell, andere schwieriger und langsam angegriffen, und da zu diesen die Kartoffelstärke gehört, welche öfters als Versuchsmaterial benutzt wurde, so erklären sich wohl hieraus einige der negativen Resultate anderer Forscher, jedoch bleibt unerklärt, warum Brown und Heron auch an anderen Stärkearten keine lösende Wirkung ihres Malzauszuges beobachteten.

Nach den Beobachtungen Baranetzky's schreitet die Lösung der Stärke in Diastase enthaltenden Flüssigkeiten im Allgemeinen in ähnlicher Weise fort, wie in lebenden Pflanzenzellen[2]). Diese Lösung verläuft aber ungleich an verschiedenen Stärkearten, indem einige von Innen heraus angegriffen, andere gleichsam abschmelzen oder in verschiedener Weise corrodirt werden. Dabei hinterlassen die Stärkekörner der Bohne, der Kartoffel u. a. zunächst ein Celluloseskelet, welches weiterhin gelöst wird. Wenn ein solches Skelet bei Behandlung von Weizenstärke mit diastatischer Flüssigkeit nicht erhalten wurde, so mag dieses wohl mit zeitlich zu sehr zusammenfallender Lösung von Granulose und Cellulose zusammenhängen. Der Lösungsmodus ist übrigens von Concentration der Diastaselösung, sowie von anderen Umständen abhängig, und so kann es nicht Wunder nehmen, dass zuweilen dieselbe Stärkeart durch die Diastaseauszüge in etwas anderer Weise angegriffen wird, als in der lebenden Pflanze, um so weniger, als auch gelegentlich gewisse Differenzen für dieselbe Pflanzenart beobachtet wurden. Hiernach muss es um so wahrscheinlicher werden, dass auch in den Pflanzen die Diastase die Lösung der Stärke vermittelt. Immerhin wird es besonderer Prüfung bedürfen, ob nicht gelegentlich andere Ursachen in Betracht kommen, da ja in Eiche und Birke, trotz der Stärkeumwandlung, Diastase nicht gefunden wurde. Freilich ist im Auge zu behalten, dass bei Herstellung der Auszüge, durch Mischung zuvor räumlich getrennter Stoffe, thatsächlich vorhandene Diastase unwirksam gemacht werden könnte, wobei vielleicht in concreten Fällen Gerbsäure eine Rolle spielen mag[3]). Sollten bei Stärkelösung in den Pflanzenzellen Dextrin und Maltose, welche wenigstens bei Verwendung von Stärkekleister entstehen, zunächst Ursprung nehmen, so würde damit ein weiterer Wahrscheinlichkeitsgrund dafür gewonnen sein, dass jene Lösung durch die vorhandene Diastase bewirkt wird. Die bisherigen analytischen Bestimmungen haben weder die Existenz, noch das Fehlen von Dextrin[4]) in der Pflanze sicher gestellt und schliessen nicht aus, dass die als Glycose bestimmte Zuckerart öfters ganz oder theilweise Maltose ist.

Ueber die chemische Natur des diastatisch wirkenden Körpers lässt sich noch nichts Bestimmtes sagen, und so muss es auch fraglich bleiben, ob nicht Diastase ein Gattungsbegriff für qualitativ verschiedene Körper ist[5]). Nach Baranetzky wirken wenigstens die aus verschiedenen Pflanzen dargestellten Präparate in wesentlich gleicher Weise auf die Stärke-

---

1) Bouchardat nach Schützenberger l. c., p. 245; Kjeldahl l. c., p. 74. — Nach Baswitz (Bericht d. chem. Ges. 1878, Bd. 11, p. 1443) beschleunigt auch CO_2 die Diastasewirkung.

2) Ueber den Lösungsmodus in lebenden Zellen finden sich auch Beobachtungen bei Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 108; Gris, Annal. d. scienc. naturell. 1860, IV sér., Bd. 13, p. 106; Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 147.

3) Baranetzky l. c., p. 15.

4) Sachsse, Chemie u. Physiologie d. Farbstoffe u. s. w 1877, p. 178.

5) Dubrunfaut (Compt. rend. 1868, Bd. 66, p. 274) glaubt als Maltin eine besondere Diastaseart unterscheiden zu können.

körner einer Pflanzenart. In irgend einer Beziehung zu den Eiweissstoffen scheint indess die Diastase wohl zu stehen, und sie dürfte aus jenen sowohl in der Pflanze, als auch gelegentlich in wässrigen Auszügen hervorgehen, da diese nach Baranetzky (p. 56) nach einiger Zeit diastatische Wirkung annahmen, ohne dass etwa Spaltpilze in der Lösung sich eingefunden hatten. Jedem beliebigen Eiweissstoffe kann diastatische Wirkung nicht zukommen, da solche manchen Auszügen abgeht, welche Proteinstoffe, auch gerinnbare Albumine, reichlich enthalten, doch würde die erwähnte Umwandlung es wohl verständlich machen, warum Seegen und Kretschmar[1] eine schwache diastatische Wirkung löslicher Eiweisskörper beobachteten.

Fanden auch Krauch[2], sowie Zulkowsky[3], die soweit als thunlich rein dargestellte Diastase anders zusammengesetzt als Eiweiss, besonders viel ärmer an Stickstoff, so ist damit allein noch nicht ausgeschlossen, dass gewisse Eiweisskörper gleichfalls diastatische Wirkung haben. Für die Verwandtschaft mit Eiweiss spricht auch der Umstand, dass, wie Brown und Heron (p. 248) spezieller untersuchten, die diastatische Wirksamkeit eines Malzauszuges um so mehr sank, je mehr Eiweiss durch Erwärmen coagulirt wurde, und ganz erlosch, als durch Erhitzen auf 80—85° C. fast sämmtliche gerinnungsfähigen Albuminoide entfernt worden waren[4]. Ebenso konnten diese Forscher bei wiederholter Filtration durch poröse Thonzellen sowohl die gerinnungsfähigen Eiweisskörper, als auch die diastatische Wirkung einem Malzauszug wegnehmen[5]. Welcher Art die Veränderungen sind, durch die aus Eiweissstoffen Diastase hervorgeht, muss natürlich ganz dahin gestellt bleiben, und ebenso ist es fraglich, ob, wie Mulder und Baranetzky (p. 58) vermuthen, der Eingriff von Sauerstoff bei derartiger Umwandlung eine Rolle spielt.

Invertin. Dieses, Rohrzucker in Dextrose und Laevulose spaltende Ferment[6], wird von Hefe, Spaltpilzen und Schimmelpilzen ausgeschieden, doch soll nach Gayon[7]) nicht allen Schimmelpilzen Inversionsvermögen zukommen[8]. Das Vorkommen von Invertin in höheren Pflanzen ist noch fraglich, wenigstens invertirten die von Baranetzky (l. c. p. 63) dargestellten diastatischen Fermente den Rohrzucker nicht, und so müssen die positiven Angaben von Kosmann[9], sowie von Brown und Heron[10] um so mehr mit Vorsicht aufgenommen werden, als die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass die beobachtete Inversion durch Spaltpilze erzeugt wurde, welche in den Diastase enthaltenden Auszügen entstanden waren. Mit Rücksicht hierauf bedarf Buignet's[11]) Angabe, der ausgepresste Saft von Früchten habe ein gewisses Inversionsvermögen, noch spezieller Prüfung, wie auch die von Schützenberger[12] angegebene Inversion durch Elodea canadensis. Anderseits ist in den Fällen, in welchen Rohrzucker in höheren Pflanzen in Glycose verwandelt wird, noch nicht speziell nach einem invertirenden Fermente gefahndet, so dass es fraglich bleiben muss, ob durch ein solches oder durch andere Ursachen die Umwandlung bewirkt wird. Durch freie Säuren, welche übrigens in gewöhnlicher Temperatur nur langsam oder gar nicht wirken, kann Inversion innerhalb der Pflanze nicht wohl vollzogen werden, da in dem sauren Zellsaft der rothen Rübe Rohrzucker unverändert sich hält. Ebenso sind in den sehr säure-

1) Archiv f. Physiol. von Pflüger 1877, Bd. 14, p. 593.

2) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 101. 3) Chem. Centralblatt 1879, p. 163.

4) Ueber Wirkung von Erhitzen vgl. auch Krauch l. c., p. 102.

5) Nach Chompakon (Bot. Jahresb. 1876, p. 262) filtriren aber unter Druck Diastase, Invertin und Emulsin.

6) Vgl. Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 256 u. 250. — Nach A. Mayer (Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 72) erleidet das Invertirungsvermögen der Hefe beim Erwärmen auf 65° C. eine entschiedene Einbusse.

7) Compt. rend. 1878, Bd. 86, p. 52.

8) Elementaranalysen von Invertin lieferten Donath (Berichte d. chem. Ges. 1875, p. 286) und Barth (ebenda 1878, p. 474), vgl. auch Nägeli, Ueber d. chem. Zusammensetzung d. Hefe in Sitzungsb. d. Bair. Akadem. 1878, Heft 2, p. 177.

9) Bullet. d. l. soc. chim. d. Paris 1877, Bd. 27, p. 251.

10) Annal. d. Chemie 1879, Bd. 199, p. 187.

11) Annal. d. chim. et d. phys. 1861, III sér., Bd. 61, p. 302.

12) Botan. Jahresb. 1874, p. 806.

reichen Citronen nach Buignet[1]) 28 Proc. des vorhandenen Zuckers Rohrzucker, doch lässt sich hier nicht so sicher wie bei Rüben das Zusammenvorkommen im Zellsaft behaupten. Ebenso findet sich das durch Erwärmen mit Säuren leicht in Laevulose überführbare Inulin sicher öfters in sauer reagirendem Zellsaft gelöst. Ein eine solche Verwandlung bewirkendes Ferment ist bis dahin nicht isolirt, Diastase und Invertin scheinen aber, wenn überhaupt, nur sehr schwach auf Inulin zu wirken[2]).

Ein fette Oele emulgirendes oder zerspaltendes Ferment ist aus Pflanzen bis dahin nicht dargestellt. Denn Krauch[3]) suchte vergeblich einen derartig wirkenden Körper zu isoliren, dessen Existenz in Pflanzen auch Schützenberger[4]) nur nach den in lebenden Pflanzen sich abspielenden Vorgängen und nach dem Vorkommen eines emulgirenden Fermentes im Bauchspeichel animalischer Organismen annimmt. Bei Aufnahme von Wasser in fetthaltige Samen kommt allerdings eine emulsionsartige Vertheilung des zuvor räumlich von den Proteinkörnern getrennten Fettes zu Wege[5]), ferner wird nach Müntz[6]) beim Keimen Oel unter Bildung von Fettsäure, aber ohne Auftreten nachweisbarer Mengen von Glycerin, zerlegt, wie dieses aber erreicht wird, und auf welche Weise Kohlehydrate aus fettem Oele entstehen, ist unbekannt[7]). Da übrigens die fetten Säuren sich nicht übermässig anhäufen, während grosse Mengen von Kohlehydraten aus dem als Reserve abgelagerten Oel in manchen Keimpflanzen producirt werden, so müssen wohl die Fettsäuren weiter verarbeitet und speziell auch zur Bildung von Kohlehydraten verwandt werden. — Als ein Beispiel für die Zunahme von Fettsäuren seien hier die von Müntz mit Mohn erhaltenen Resultate erwähnt (p. 55). An Säure enthielt das mit Aether ausgezogene Oel des ungekeimten Samens 95,02 Proc., 3 Tage alter Keimpflanzen 98,20 Proc. und 5 Tage alter Keimpflanzen 99,20 Proc.

Als Beleg für sich vollziehende Stoffumwandlungen ist nachstehend die Zusammensetzung der ungekeimten Samen und der daraus erzogenen Keimpflanzen für Mais und Hanf mitgetheilt. Weitere Beispiele sind noch in § 59 und 60 und bei der Behandlung der Stoffwanderung in der Pflanze (Kap. VII) zu finden. In diesen Abschnitten kommen auch die Resultate mikrochemischer Untersuchungen ausgedehnter zur Besprechung.

Die Befunde für Mais geben wir hier nach Boussingault[8]). Dieser cultivirte 22 Maiskörner mit dem bezeichneten Trockengewicht von 8,636 gr in Bimsstein und unterwarf die im Dunkeln zwischen dem 5. und 25. Juli entwickelten Pflanzen, deren Stämmchen 8—10 cm massen, der Analyse. Frucht- und Samenschale der Maiskörner sind hierbei immer mit analysirt worden.

	In 22 Samen gr	In den Keimpflanzen gr	Differenz gr
Stärke (und Dextrin?) . .	6,386	0,777	— 5,609
Glycose	0	0,953	+ 0,953
Fett	0,463	0,150	— 0,313
Cellulose	0,516	1,316	+ 0,800
Stickstoffhaltige Substanz .	0,880	0,880	0,000
Asche	0,156	0,156	0,000
Unbestimmte Stoffe . . .	0,235	0,297	+ 0,062
	8,636	4,529	— 4,107

1) L. c., auch mitgetheilt bei Sachsse, Die Chemie u. s. w. 1877, p. 218.
2) Sachsse l. c., p. 131. 3) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 103.
4) Die Gährungserscheinungen 1876, p. 263.
5) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1872, Bd. 8, p. 525.
6) In Boussingault's Agron., Chim. agric. etc. 1874, Bd. 5, p. 50. Auch Annal. d. chim. et d. phys. 1871, IV sér., Bd. 22, p. 472.
7) Ueber die mit dem Keimen fetthaltiger Samen verbundene Sauerstoffaufnahme vgl. § 68.
8) Agron., Chim. agric etc. 1868, Bd. 4, p. 261.

gleichen Bedingungen einigermaassen übereinstimmende Werthe liefern, denn z. B. mit Abschluss des Sauerstoffs hört das Wachsen, nicht aber die Kohlensäurebildung auf. Aus diesen und anderen Ursachen wird auch das Verhältniss schwankend sein, welches sich ergibt, wenn das verbrauchte Nährmaterial mit der Trockensubstanz, resp. der gebildeten Cellulose, eines damit erzogenen Pilzes verglichen wird [1]. — Dafür, dass die Zellhaut ein Oxydationsprodukt eines Kohlehydrates sei, wie das Traube [2] annimmt, sprechen die thatsächlichen Erfahrungen keineswegs, denn wenn auch die Entstehung der zellhautbildenden Stoffe mit der Athmung zusammenhängt, so werden wir dieserhalb doch nicht die Zellhautbildung selbst einen Oxydationsprozess nennen.

Metamorphosen der Zellhaut.

§ 58. Die jugendlichen Zellwände bestehen aus Cellulose und haben wohl die gleiche Elementarzusammensetzung auch dann, wenn eine gewisse Differenz gegen Reagentien vorhanden ist, wie z. B. in vielen Pilzen, deren Wandung mit Chlorzinkjod keine blaue Färbung annimmt [3]. Weiterhin wird aber sehr oft die Beschaffenheit der Zellwandungen und zwar in verschiedenem Sinne modificirt. Diese Aenderungen werden im Allgemeinen erzielt, indem entweder die Cellulose selbst in einen anderen Körper übergeht, oder andere Eigenschaften durch Infiltration fremder Stoffe annimmt, oder beide Ursachen zusammenwirken. In diesem Falle ist natürlich auch möglich, dass der eingedrungene Körper innerhalb der Zellhaut weitere Aenderungen erfährt. Ausführlich auf diese Modifikationen einzugehen, haben wir hier keine Veranlassung, da zumeist wohl die Veränderung als Thatsache bekannt ist, in die bewirkenden Ursachen aber, wenn wir von den Infiltrationen absehen, eine bestimmte Einsicht nicht gewonnen wurde, und endlich die physiologische Bedeutung im Stoffwechsel bei den meisten Metamorphosen nicht klar hervortritt, wenn auch öfters die Zweckmässigkeit einer realisirten Umwandlung in der gesammten Oekonomie der Pflanze in die Augen springt. Ueber die Thatsachen geben Hofmeister's Pflanzenzelle, sowie de Bary's Anatomie reichlichen Aufschluss, endlich sind die chemischen Eigenschaften der häufigeren Umwandlungsprodukte in Sachsse's Chemie und Physiologie der Farbstoffe u. s. w. geschildert worden.

Chemische Umwandlungen erfährt in auffälliger Weise die Zellhaut da, wo Gummiarten, Zuckerarten oder schleimige Stoffe aus derselben hervorgehen, welche löslich oder soweit quellungsfähig sind, dass eine Entfernung der Zellhaut durch Wasser erzielt werden kann. Dahin gehört u. a. die Resorption der Zellwand bei der Bildung der Gefässe und der Conjugation der Conjugaten, ferner die Bildung von Glycose aus den als Reservestoff dienenden Zellwänden im Endosperm des Dattelsamens. Weiter zählen hierher die Gummibildung in den Stammorganen von Astragalus und manchen Amygdaleen, die Entstehung von Schleim in den Epidermiszellen der Samenschalen von Lein, Quitte, Salbei u. a., sowie die Zellhautmetamorphosen in Drüsenhaaren, welche schlei-

1) Vgl. Jodin, Annal. d. scienc. naturell. 1862, IV sér., Bd. 18, p. 118; Raulin, ebenda 1869, V sér., Bd. 11, p. 280, u. namentlich Nägeli, Ueber Fettbildung bei niederen Pilzen. Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1879, p. 309.

2) Monatsb. d. Berl. Akad. 1859, p. 83.

3) Hofmeister, Zelle 1867, p. 258.

mige, und wie es scheint, hier und da auch harzartige Produkte liefern[1]. Allen diesen Fällen ist gemeinsam, dass nachweislich Zellhäute, zum Theil ansehnlich verdickte Wandungen, die bezüglichen Umwandlungen erfahren. Dabei werden in manchen Fällen augenscheinlich dieselben oder ähnliche Stoffe gleichzeitig aus Stärke oder anderen Inhaltsstoffen der Zellen gebildet, wie denn überhaupt im Allgemeinen die Degradationsprodukte der Zellhaut in gegebenen Fällen auch aus anderem Materiale ihren Ursprung nehmen. In den Gummosis erleidenden Zellen des Markes und der Markstrahlen von Astragalus-Arten, sowie auch in den Epidermen von Samen ist die ohne wesentliche Formänderung der Zellhaut allmählich fortschreitende Umwandlung der Cellulose und die entsprechende Vermehrung von Gummi, resp. Schleim gut zu verfolgen. Dabei wird die Cuticula der Samenepidermis, ebenso der Drüsenhaare nicht in die Metamorphose hineingezogen und muss gesprengt werden, um den Schleimstoffen Austritt zu gestatten.

Beispiele für fremdartige Einlagerungen bieten die gewöhnlich nur allmählich, aber zuweilen in ansehnlicher Menge sich in der Zellhaut ansammelnden Aschenbestandtheile. Die Entstehung von Calciumcarbonat aus einer anderen Kalkverbindung in den Cystolithen (§ 51), sowie die Ausbildung von Calciumoxalatkrystallen in manchen Zellhäuten lehren, dass innerhalb dieser nachträglich eingelagerte und fremdartige Stoffe Umlagerungen erfahren können. Wenn es sich um das Auftreten organischer Körper innerhalb der Zellhaut handelt, ist es oft zweifelhaft, welcher Antheil Metamorphosen zuvoriger Zellhautbestandtheile oder Einlagerung fremdartiger Stoffe zufällt. Das ist auch der Fall, wenn Cellulosehäute diejenigen Veränderungen erfahren, welche man als Verholzung, Verkorkung und Cuticularisirung zu bezeichnen pflegt. Voraussichtlich wirken hier die angedeuteten Faktoren zusammen[1], und wenn in bestimmten Fällen in verkorkten Wandungen Cellulose nicht mehr nachzuweisen ist, so wird hier die chemische Umwandlung dieser besonders umfassend vor sich gegangen sein, während es mit verholzten und auch anderweitig modificirten Häuten gewöhnlich noch gelingt, nach Einwirkuug verschiedener lösenden Agentien eine Cellulosereaktion zu erhalten. Uebrigens mag das Nähere über diesen Gegenstand in den angegebenen Werken nachgesehen werden.

In ihrer Bedeutung für den Haushalt der Pflanze haben die Metamorphosen der Zellhaut einen verschiedenen Werth. Seltener dienen sie dazu, aus der Zellhaut plastisches Material zu bilden, wofür das Endosperm des Dattelsamens ein Beispiel liefert, häufiger gehen im Gummi, Schleimstoffen und Harzen Stoffe hervor, welche sich im Stoffwechsel wie Excrete verhalten. Durch die Verholzung gewinnen die Elementarorgane an Festigkeit, während Kork und Cuticula durch ihre physikalische Beschaffenheit (§ 10) bedeutungsvoll für die Pflanze sind.

Die meisten dieser Metamorphosen spielen sich vermöge inhärenter Eigenschaften in bestimmten Entwicklungsphasen ab, doch mögen für manche auch äussere Einwirkungen den Anstoss geben, ohne dass der causale Zusammen-

---

1) Lit. vgl. Hofmeister, Zelle p. 215; de Bary, Anatomie p. 94; Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 184; Sorauer, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 454; Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 192. Andere Lit. ist an diesen Orten citirt.

hang bestimmter zu definiren wäre. Bemerkenswerth ist in jedem Falle, dass sich als Cuticula die Zellwandung der Epidermis ausbildet und ein Einfluss des Aussenmediums sich darin kund gibt, dass Wachseinlagerungen reichlich in Kontakt mit der Luft ausgebildet werden, aber an submersen Pflanzen fehlen. Die Bildung von Kork in Folge von Verletzungen ist, wenn auch indirekt, durch einen äusseren Eingriff veranlasst, und durch einen solchen scheint unter Umständen eine übermässige Gummosis als pathologisches Phänomen hervorgerufen zu werden. Uebrigens ist es unbekannt, durch welche nächste Wirkungen Umwandlungen von Zellhaut in lösliche Produkte erzielt werden, doch mag im Endosperm der Dattel wohl ein Zellhaut lösendes Ferment wirksam sein.

Die stickstoffhaltigen plastischen Stoffe.

§ 59. Von den in Pflanzen vorkommenden Stickstoffverbindungen fungiren insbesondere, so weit bekannt ist, Proteinstoffe und Amide als plastisches Material. Bei der Verwendung dieses im Organismus geschehen Umwandlungen verschiedener Art wohl ebenso allgemein, wie bei der Verarbeitung stickstofffreier Körper, und wenn die Pflanzen im Allgemeinen keinen oder nur geringen Verlust an Stickstoff erfahren (§ 48), so ist dieses nur eine Folge davon, dass gasförmige und überhaupt aus der Pflanze austretende Produkte gewöhnlich nicht entstehen. Die Metamorphosen aber sind theilweise tiefgreifende Zerspaltungen, und in diesen mögen auch stickstoffhaltige Körper entstehen können, die fernerhin als Excrete sich verhalten, wie das z. B. für Alkaloide der Fall zu sein scheint. Uebrigens gelten die in den vorausgegangenen Paragraphen entwickelten allgemeinen Gesichtspunkte ebensowohl für die stickstoffhaltigen als die stickstofffreien Stoffwechselprodukte.

Die Synthese stickstoffhaltiger Körper in der Pflanze fordert natürlich Metamorphosen, von denen das uns Bekannte schon mitgetheilt wurde (§ 48 u. 49). Danach vermögen Pflanzen nicht nur unter gleichzeitiger Verarbeitung anderer organischer Körper die für sie nöthigen organischen Stickstoffverbindungen zu bilden, sondern es können auch höhere und niedere Pflanzen mit verschiedenen, jedoch nicht mit allen organischen Stickstoffverbindungen ernährt werden. Auch werden nachweislich verschiedene in der Pflanze entstehende Stickstoffverbindungen weiter im Stoffwechsel verwendet. Eines der Ziele dieser und anderer Verarbeitungen der Stickstoffkörper ist in allen Pflanzen Produktion der zum Aufbau des Protoplasmas nothwendigen Proteinstoffe. Sind solche entstanden, so haben sie öfters noch weitere Veränderungen zu durchlaufen, ehe sie als Baumaterial des Protoplasmas Verwendung finden, und, wie bei stickstofffreiem Körper, sind Ansammlung und Fortleitung als Reservestoffe aufgespeicherter Eiweisskörper zuweilen mit tief greifenden Metamorphosen verknüpft. Das eigentliche Baumaterial des Protoplasmakörpers ist während der Lebensthätigkeit dieses wohl im Allgemeinen mannigfachen, vielleicht dauernden Aenderungen unterworfen, jedenfalls wohl in einem höheren Grade, als das Gehäuse des lebendigen Organismus, die Zellhaut, welche ja auch schon häufig Modifikationen erfährt.

Als Produkte tieferer Zerspaltung eiweissartiger Körper treten namentlich

verschiedene amidartige Verbindungen[1]) in den Pflanzen auf, Körper, aus denen der vegetabilische Organismus wieder Eiweissstoffe zu bilden vermag. Vermuthlich werden die verschiedenen in Pflanzen vorkommenden Amide sämmtlich durch Zersetzung von Proteinstoffen entstehen können, doch lässt sich ein solcher Ursprung nicht in allen Fällen bestimmt erweisen, da auch eine synthetische Bildung, etwa aus Kohlehydraten und Salpetersäure, als möglich zugegeben werden muss und als Vorstufe für den Aufbau von Proteinstoffen vielleicht häufiger zutrifft. In anderen Fällen ist übrigens eine Entstehung von Amiden aus Proteinstoffen, oder wenigstens anderen organischen Stickstoffverbindungen, unzweifelhaft. In den reifen Samen von Lupinus luteus fallen u. a. von den 9,46 Proc. Stickstoff, welche die Trockensubstanz enthält, 8,15 Proc. auf Proteinstoffe, 1,31 Proc. auf andere Stickstoffverbindungen. Da nun Schulze und Umlauft[2]) in den 12 Tage alten Keimpflanzen so viel Asparagin gebildet fanden, dass 3,86 Proc. jenes Stickstoffvorrathes in dem Asparagin enthalten waren, so müssen Proteinstoffe in jedem Falle zersetzt worden sein. Ob zugleich etwas Asparagin aus anderen organischen, ihrer Qualität nach theilweise unbestimmten Stickstoffverbindungen des Samens entstand, lässt sich nicht sagen. Indess auch solcher Ursprung erfordert ja Metamorphosen des stickstoffhaltigen Reservemateriales, von dem noch mehr verarbeitet wurde, als das entstandene Asparagin anzeigt, da gleichzeitig noch andere amidartige Körper in freilich geringerer Menge entstanden.

Lässt sich für Keimpflanzen anderer Pflanzenfamilien, in denen eine geringere Menge von Amiden auftritt, oder für austreibende Knospen, Knollen und andere Pflanzentheile, in denen nicht selten eine grössere Menge des Stickstoffvorrathes in Form anderweitiger organischer Verbindungen vorhanden war, eine Neubildung oder Vermehrung eines Amides nicht immer gerade auf eine Zersetzung von Eiweissstoffen mit aller Sicherheit zurückführen, so werden doch zum mindesten durch solche Neubildung und Vermehrung von Amiden innere Metamorphosen vorhandener organischer Stickstoffverbindungen angezeigt, wenn durch die obwaltenden Verhältnisse ein anderer Ursprung ausgeschlossen ist.

Amidartige Körper sind in Pflanzen offenbar sehr verbreitet, obgleich dieselben, wie Samen lehren, in gewissen Entwicklungsstadien fehlen können. Uebrigens funktioniren Amide nicht nur als Translocationsmittel, sondern auch als Reservematerial. Als solches treffen wir Amide in Kartoffeln, Rüben, und vielleicht finden sich dieselben neben Proteinstoffen in den meisten, wenn nicht in allen saftig bleibenden Reservestoffbehältern. Ein endgültiges Urtheil gestatten die erst in jüngeren Jahren ausgedehnteren Untersuchungen noch nicht, ebenso muss es dahin gestellt bleiben, ob Amide ausnahmslos in vegetirenden Pflanzenorganen vorkommen. In solchen konnten sie wenigstens immer, wenn speziell darnach gesucht wurde, nachgewiesen werden, und hiernach darf man denselben mit Rücksicht auf den Stoffwe[illegible]sel stickstoffhaltiger Körper etwa eine analoge Bedeutung zuerkennen, wie [illegible]glich des stickstofffreien Materiales

1) Es mag fernerhin der Kürze halbe[illegible]
Amidosäuren und Amine in Betracht kom[illegible]

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876[illegible]

den löslichen Kohlehydraten, die ja auch nicht gerade in jeder Pflanze und jedem Pflanzentheile vorkommen müssen, insbesondere auch in Samen zurücktreten oder fehlen, übrigens als Reservematerial und als Translocationsmittel funktioniren. In jeder Keimpflanze konnte, wenn speziell darauf geprüft wurde, das Auftreten von Amiden constatirt werden. Kellner[1]) fand Amide in jüngeren und älteren Entwicklungsstadien verschiedener Pflanzen und zwar sowohl in höheren Pflanzen, als auch in einigen Hutpilzen. Das Auftreten von Amiden in niederen Pilzen, namentlich in Spalt- und Sprosspilzen, ist durch verschiedene Forscher festgestellt.

Verschiedene Amide können sich in einem analogen Sinne wie verschiedene Kohlehydrate vertreten. Dem entsprechend werden auch nicht in jeder Pflanze sämmtliche plastische Amide und die vorhandenen in einem spezifisch ungleichen Verhältniss gefunden, endlich ist auch eine nach Art und Entwicklungsstadium ungleiche Menge des Stickstoffgehaltes in Amidform im Organismus vorhanden. Um dieses zu begründen, reichen die festgestellten Thatsachen vollkommen aus, obgleich ganz genaue Bestimmungen über das Mengeverhältniss einzelner Amide nicht mit aller Exaktheit ausgeführt werden konnten, und zumeist in den Auszügen nach gewissen Reaktionen (Verhalten gegen salpetrige Säure u. s. w.) auch amidartige Körpern enthalten zu sein scheinen, deren Qualität noch nicht näher ermittelt wurde.

Als Beispiel mögen hier einige Resultate mitgetheilt werden, welche Schulze[2]) mit Keimpflanzen der gelben Lupine und des Kürbis erhielt. In den Keimpflanzen der Lupine kann Asparagin selbst bis zu 30 Proc. der Trockensubstanz ausmachen und nimmt immer weit mehr Stickstoff in Beschlag, als auf die anderen nur spärlich vorhandenen Amide fällt, unter denen eine dem Tyroleucin ähnliche Substanz, ferner etwas Leucin und eine Spur Tyrosin nachgewiesen wurden. Die beiden letzteren finden sich auch in den weniger Amidkörper bildenden Kürbiskeimlingen, in welchen Asparagin relativ sehr zurücktritt, während am reichlichsten Glutamin ist, das von Schulze in Lupinenkeimlingen vergeblich gesucht wurde. Nach den freilich nur annähernden Bestimmungen lieferten 100 Th. Trockensubstanz der Kürbiskeimpflanzen 1,75 Th. Glutaminsäure, 0,06 Th. Asparaginsäure[3]), 0,06 Th. Asparagin und 0,25 Th. Tyrosin.

In Rüben ist gleichfalls weniger Asparagin, dagegen Glutamin und Betain enthalten, während der Nachweis von Glutamin in Kartoffeln nicht gelang, in denen Asparagin reichlicher vorkommt, ein Körper, der auch in den Wurzeln von Scorzonera, Robinia u. a. gefunden wird[4]). Kartoffeln und Rüben lehren uns zugleich Amide als Reservestoffe kennen und zwar ist deren Menge erheblich, da nach verschiedenen Versuchen von Schulze[5]) in reifen Kartoffelknollen

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 245 u. 246 Anmerk. 2. — Auch Emmerling, Versuchsstat. 1879, Bd. 24, p. 139.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 9, p. 12.

3) In den Pflanzen selbst kommt wo[illegible]chlich Asparagin und Glutamin vor, aus welchen die genannten Säuren aber sehr [illegible] Spaltung entstehen.

[illegible]ez, Bericht d. chem. Gesellschaft 1874, [illegible]cienc. naturell. 1864, V sér., Bd. 2, p.

verschiedene amidartige Verbindungen[1]) in den Pflanzen auf, Körper, aus denen der vegetabilische Organismus wieder Eiweissstoffe zu bilden vermag. Vermuthlich werden die verschiedenen in Pflanzen vorkommenden Amide sämmtlich durch Zersetzung von Proteinstoffen entstehen können, doch lässt sich ein solcher Ursprung nicht in allen Fällen bestimmt erweisen, da auch eine synthetische Bildung, etwa aus Kohlehydraten und Salpetersäure, als möglich zugegeben werden muss und als Vorstufe für den Aufbau von Proteinstoffen vielleicht häufiger zutrifft. In anderen Fällen ist übrigens eine Entstehung von Amiden aus Proteinstoffen, oder wenigstens anderen organischen Stickstoffverbindungen, unzweifelhaft. In den reifen Samen von Lupinus luteus fallen u. a. von den 9,46 Proc. Stickstoff, welche die Trockensubstanz enthält, 8,15 Proc. auf Proteinstoffe, 1,31 Proc. auf andere Stickstoffverbindungen. Da nun Schulze und Umlauft[2]) in den 12 Tage alten Keimpflanzen so viel Asparagin gebildet fanden, dass 3,86 Proc. jenes Stickstoffvorrathes in dem Asparagin enthalten waren, so müssen Proteinstoffe in jedem Falle zersetzt worden sein. Ob zugleich etwas Asparagin aus anderen organischen, ihrer Qualität nach theilweise unbestimmten Stickstoffverbindungen des Samens entstand, lässt sich nicht sagen. Indess auch solcher Ursprung erfordert ja Metamorphosen des stickstoffhaltigen Reservemateriales, von dem noch mehr verarbeitet wurde, als das entstandene Asparagin anzeigt, da gleichzeitig noch andere amidartige Körper in freilich geringerer Menge entstanden.

Lässt sich für Keimpflanzen anderer Pflanzenfamilien, in denen eine geringere Menge von Amiden auftritt, oder für austreibende Knospen, Knollen und andere Pflanzentheile, in denen nicht selten eine grössere Menge des Stickstoffvorrathes in Form anderweitiger organischer Verbindungen vorhanden war, eine Neubildung oder Vermehrung eines Amides nicht immer gerade auf eine Zersetzung von Eiweissstoffen mit aller Sicherheit zurückführen, so werden doch zum mindesten durch solche Neubildung und Vermehrung von Amiden innere Metamorphosen vorhandener organischer Stickstoffverbindungen angezeigt, wenn durch die obwaltenden Verhältnisse ein anderer Ursprung ausgeschlossen ist.

Amidartige Körper sind in Pflanzen offenbar sehr verbreitet, obgleich dieselben, wie Samen lehren, in gewissen Entwicklungsstadien fehlen können. Uebrigens funktioniren Amide nicht nur als Translocationsmittel, sondern auch als Reservematerial. Als solches treffen wir Amide in Kartoffeln, Rüben, und vielleicht finden sich dieselben neben Proteinstoffen in den meisten, wenn nicht in allen saftig bleibenden Reservestoffbehältern. Ein endgültiges Urtheil gestatten die erst in jüngeren Jahren ausgedehnteren Untersuchungen noch nicht, ebenso muss es dahin gestellt bleiben, ob Amide ausnahmslos in vegetirenden Pflanzenorganen vorkommen. In solchen konnten sie wenigstens immer, wenn speziell darnach gesucht wurde, nachgewiesen werden, und hiernach darf man denselben mit Rücksicht auf den Stoffwechsel stickstoffhaltiger Körper etwa eine analoge Bedeutung zuerkennen, wie bezüglich des stickstofffreien Materiales

---

1) Es mag fernerhin der Kürze halber von Amiden gesprochen werden, obgleich auch Amidosäuren und Amine in Betracht kommen.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 830 u. 850.

den löslichen Kohlehydraten, die ja auch nicht gerade in jeder Pflanze und jedem Pflanzentheile vorkommen müssen, insbesondere auch in Samen zurücktreten oder fehlen, übrigens als Reservematerial und als Translocationsmittel funktioniren. In jeder Keimpflanze konnte, wenn speziell darauf geprüft wurde, das Auftreten von Amiden constatirt werden. Kellner[1]) fand Amide in jüngeren und älteren Entwicklungsstadien verschiedener Pflanzen und zwar sowohl in höheren Pflanzen, als auch in einigen Hutpilzen. Das Auftreten von Amiden in niederen Pilzen, namentlich in Spalt- und Sprosspilzen, ist durch verschiedene Forscher festgestellt.

Verschiedene Amide können sich in einem analogen Sinne wie verschiedene Kohlehydrate vertreten. Dem entsprechend werden auch nicht in jeder Pflanze sämmtliche plastische Amide und die vorhandenen in einem spezifisch ungleichen Verhältniss gefunden, endlich ist auch eine nach Art und Entwicklungsstadium ungleiche Menge des Stickstoffgehaltes in Amidform im Organismus vorhanden. Um dieses zu begründen, reichen die festgestellten Thatsachen vollkommen aus, obgleich ganz genaue Bestimmungen über das Mengeverhältniss einzelner Amide nicht mit aller Exaktheit ausgeführt werden konnten, und zumeist in den Auszügen nach gewissen Reaktionen (Verhalten gegen salpetrige Säure u.s.w.) auch amidartige Körpern enthalten zu sein scheinen, deren Qualität noch nicht näher ermittelt wurde.

Als Beispiel mögen hier einige Resultate mitgetheilt werden, welche Schulze[2]) mit Keimpflanzen der gelben Lupine und des Kürbis erhielt. In den Keimpflanzen der Lupine kann Asparagin selbst bis zu 30 Proc. der Trockensubstanz ausmachen und nimmt immer weit mehr Stickstoff in Beschlag, als auf die anderen nur spärlich vorhandenen Amide fällt, unter denen eine dem Tyroleucin ähnliche Substanz, ferner etwas Leucin und eine Spur Tyrosin nachgewiesen wurden. Die beiden letzteren finden sich auch in den weniger Amidkörper bildenden Kürbiskeimlingen, in welchen Asparagin relativ sehr zurücktritt, während am reichlichsten Glutamin ist, das von Schulze in Lupinenkeimlingen vergeblich gesucht wurde. Nach den freilich nur annähernden Bestimmungen lieferten 100 Th. Trockensubstanz der Kürbiskeimpflanzen 1,75 Th. Glutaminsäure, 0,06 Th. Asparaginsäure[3]), 0,06 Th. Asparagin und 0,25 Th. Tyrosin.

In Rüben ist gleichfalls weniger Asparagin, dagegen Glutamin und Betain enthalten, während der Nachweis von Glutamin in Kartoffeln nicht gelang, in denen Asparagin reichlicher vorkommt, ein Körper, der auch in den Wurzeln von Scorzonera, Robinia u. a. gefunden wird[4]). Kartoffeln und Rüben lehren uns zugleich Amide als Reservestoffe kennen und zwar ist deren Menge erheblich, da nach verschiedenen Versuchen von Schulze[5]) in reifen Kartoffelknollen

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 245 u. 246 Anmerk. 2. — Auch Emmerling, Versuchsstat. 1879, Bd. 24, p. 139.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 9, p. 12.

3) In den Pflanzen selbst kommt wohl hauptsächlich Asparagin und Glutamin vor, aus welchen die genannten Säuren aber sehr leicht durch Spaltung entstehen.

4) Schulze, l. c. p. 22. Vgl. ferner Gorup-Besanez, Bericht d. chem. Gesellschaft 1874, p. 570 (für Robinia); Luca und Ubaldini, Annal. d. scienc. naturell. 1864, V sér., Bd. 2, p. 380 (für Stigmaphyllon).

5) Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 86.

verschiedene amidartige Verbindungen[1]) in den Pflanzen auf, Körper, aus denen der vegetabilische Organismus wieder Eiweissstoffe zu bilden vermag. Vermuthlich werden die verschiedenen in Pflanzen vorkommenden Amide sämmtlich durch Zersetzung von Proteinstoffen entstehen können, doch lässt sich ein solcher Ursprung nicht in allen Fällen bestimmt erweisen, da auch eine synthetische Bildung, etwa aus Kohlehydraten und Salpetersäure, als möglich zugegeben werden muss und als Vorstufe für den Aufbau von Proteinstoffen vielleicht häufiger zutrifft. In anderen Fällen ist übrigens eine Entstehung von Amiden aus Proteinstoffen, oder wenigstens anderen organischen Stickstoffverbindungen, unzweifelhaft. In den reifen Samen von Lupinus luteus fallen u. a. von den 9,46 Proc. Stickstoff, welche die Trockensubstanz enthält, 8,15 Proc. auf Proteinstoffe, 1,31 Proc. auf andere Stickstoffverbindungen. Da nun Schulze und Umlauft[2]) in den 12 Tage alten Keimpflanzen so viel Asparagin gebildet fanden, dass 3,86 Proc. jenes Stickstoffvorrathes in dem Asparagin enthalten waren, so müssen Proteinstoffe in jedem Falle zersetzt worden sein. Ob zugleich etwas Asparagin aus anderen organischen, ihrer Qualität nach theilweise unbestimmten Stickstoffverbindungen des Samens entstand, lässt sich nicht sagen. Indess auch solcher Ursprung erfordert ja Metamorphosen des stickstoffhaltigen Reservemateriales, von dem noch mehr verarbeitet wurde, als das entstandene Asparagin anzeigt, da gleichzeitig noch andere amidartige Körper in freilich geringerer Menge entstanden.

Lässt sich für Keimpflanzen anderer Pflanzenfamilien, in denen eine geringere Menge von Amiden auftritt, oder für austreibende Knospen, Knollen und andere Pflanzentheile, in denen nicht selten eine grössere Menge des Stickstoffvorrathes in Form anderweitiger organischer Verbindungen vorhanden war, eine Neubildung oder Vermehrung eines Amides nicht immer gerade auf eine Zersetzung von Eiweissstoffen mit aller Sicherheit zurückführen, so werden doch zum mindesten durch solche Neubildung und Vermehrung von Amiden innere Metamorphosen vorhandener organischer Stickstoffverbindungen angezeigt, wenn durch die obwaltenden Verhältnisse ein anderer Ursprung ausgeschlossen ist.

Amidartige Körper sind in Pflanzen offenbar sehr verbreitet, obgleich dieselben, wie Samen lehren, in gewissen Entwicklungsstadien fehlen können. Uebrigens funktioniren Amide nicht nur als Translocationsmittel, sondern auch als Reservematerial. Als solches treffen wir Amide in Kartoffeln, Rüben, und vielleicht finden sich dieselben neben Proteinstoffen in den meisten, wenn nicht in allen saftig bleibenden Reservestoffbehältern. Ein endgültiges Urtheil gestatten die erst in jüngeren Jahren ausgedehnteren Untersuchungen noch nicht, ebenso muss es dahin gestellt bleiben, ob Amide ausnahmslos in vegetirenden Pflanzenorganen vorkommen. In solchen konnten sie wenigstens immer, wenn speziell darnach gesucht wurde, nachgewiesen werden, und hiernach darf man denselben mit Rücksicht auf den Stoffwechsel stickstoffhaltiger Körper etwa eine analoge Bedeutung zuerkennen, wie bezüglich des stickstofffreien Materiales

---

1) Es mag fernerhin der Kürze halber von Amiden gesprochen werden, obgleich auch Amidosäuren und Amine in Betracht kommen.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 830 u. 850.

den löslichen Kohlehydraten, die ja auch nicht gerade in jeder Pflanze und jedem Pflanzentheile vorkommen müssen, insbesondere auch in Samen zurücktreten oder fehlen, übrigens als Reservematerial und als Translocationsmittel funktioniren. In jeder Keimpflanze konnte, wenn speziell darauf geprüft wurde, das Auftreten von Amiden constatirt werden. Kellner[1]) fand Amide in jüngeren und älteren Entwicklungsstadien verschiedener Pflanzen und zwar sowohl in höheren Pflanzen, als auch in einigen Hutpilzen. Das Auftreten von Amiden in niederen Pilzen, namentlich in Spalt- und Sprosspilzen, ist durch verschiedene Forscher festgestellt.

Verschiedene Amide können sich in einem analogen Sinne wie verschiedene Kohlehydrate vertreten. Dem entsprechend werden auch nicht in jeder Pflanze sämmtliche plastische Amide und die vorhandenen in einem spezifisch ungleichen Verhältniss gefunden, endlich ist auch eine nach Art und Entwicklungsstadium ungleiche Menge des Stickstoffgehaltes in Amidform im Organismus vorhanden. Um dieses zu begründen, reichen die festgestellten Thatsachen vollkommen aus, obgleich ganz genaue Bestimmungen über das Mengeverhältniss einzelner Amide nicht mit aller Exaktheit ausgeführt werden konnten, und zumeist in den Auszügen nach gewissen Reaktionen (Verhalten gegen salpetrige Säure u. s. w.) auch amidartige Körpern enthalten zu sein scheinen, deren Qualität noch nicht näher ermittelt wurde.

Als Beispiel mögen hier einige Resultate mitgetheilt werden, welche Schulze[2]) mit Keimpflanzen der gelben Lupine und des Kürbis erhielt. In den Keimpflanzen der Lupine kann Asparagin selbst bis zu 30 Proc. der Trockensubstanz ausmachen und nimmt immer weit mehr Stickstoff in Beschlag, als auf die anderen nur spärlich vorhandenen Amide fällt, unter denen eine dem Tyroleucin ähnliche Substanz, ferner etwas Leucin und eine Spur Tyrosin nachgewiesen wurden. Die beiden letzteren finden sich auch in den weniger Amidkörper bildenden Kürbiskeimlingen, in welchen Asparagin relativ sehr zurücktritt, während am reichlichsten Glutamin ist, das von Schulze in Lupinenkeimlingen vergeblich gesucht wurde. Nach den freilich nur annähernden Bestimmungen lieferten 100 Th. Trockensubstanz der Kürbiskeimpflanzen 1,75 Th. Glutaminsäure, 0,06 Th. Asparaginsäure[3]), 0,06 Th. Asparagin und 0,25 Th. Tyrosin.

In Rüben ist gleichfalls weniger Asparagin, dagegen Glutamin und Betain enthalten, während der Nachweis von Glutamin in Kartoffeln nicht gelang, in denen Asparagin reichlicher vorkommt, ein Körper, der auch in den Wurzeln von Scorzonera, Robinia u. a. gefunden wird[4]). Kartoffeln und Rüben lehren uns zugleich Amide als Reservestoffe kennen und zwar ist deren Menge erheblich, da nach verschiedenen Versuchen von Schulze[5]) in reifen Kartoffelknollen

---

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 245 u. 246 Anmerk. 2. — Auch Emmerling, Versuchsstat. 1879, Bd. 24, p. 139.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 9, p. 12.

3) In den Pflanzen selbst kommt wohl hauptsächlich Asparagin und Glutamin vor, aus welchen die genannten Säuren aber sehr leicht durch Spaltung entstehen.

4) Schulze, l. c. p. 22. Vgl. ferner Gorup-Besanez, Bericht d. chem. Gesellschaft 1874, p. 570 (für Robinia); Luca und Ubaldini, Annal. d. scienc. naturell. 1864, V sér., Bd. 2, p. 380 (für Stigmaphyllon).

5) Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 86.

verschiedene amidartige Verbindungen[1]) in den Pflanzen auf, Körper, aus denen der vegetabilische Organismus wieder Eiweissstoffe zu bilden vermag. Vermuthlich werden die verschiedenen in Pflanzen vorkommenden Amide sämmtlich durch Zersetzung von Proteinstoffen entstehen können, doch lässt sich ein solcher Ursprung nicht in allen Fällen bestimmt erweisen, da auch eine synthetische Bildung, etwa aus Kohlehydraten und Salpetersäure, als möglich zugegeben werden muss und als Vorstufe für den Aufbau von Proteinstoffen vielleicht häufiger zutrifft. In anderen Fällen ist übrigens eine Entstehung von Amiden aus Proteinstoffen, oder wenigstens anderen organischen Stickstoffverbindungen, unzweifelhaft. In den reifen Samen von Lupinus luteus fallen u. a. von den 9,46 Proc. Stickstoff, welche die Trockensubstanz enthält, 8,15 Proc. auf Proteinstoffe, 1,31 Proc. auf andere Stickstoffverbindungen. Da nun Schulze und Umlauft[2]) in den 12 Tage alten Keimpflanzen so viel Asparagin gebildet fanden, dass 3,86 Proc. jenes Stickstoffvorrathes in dem Asparagin enthalten waren, so müssen Proteinstoffe in jedem Falle zersetzt worden sein. Ob zugleich etwas Asparagin aus anderen organischen, ihrer Qualität nach theilweise unbestimmten Stickstoffverbindungen des Samens entstand, lässt sich nicht sagen. Indess auch solcher Ursprung erfordert ja Metamorphosen des stickstoffhaltigen Reservemateriales, von dem noch mehr verarbeitet wurde, als das entstandene Asparagin anzeigt, da gleichzeitig noch andere amidartige Körper in freilich geringerer Menge entstanden.

Lässt sich für Keimpflanzen anderer Pflanzenfamilien, in denen eine geringere Menge von Amiden auftritt, oder für austreibende Knospen, Knollen und andere Pflanzentheile, in denen nicht selten eine grössere Menge des Stickstoffvorrathes in Form anderweitiger organischer Verbindungen vorhanden war, eine Neubildung oder Vermehrung eines Amides nicht immer gerade auf eine Zersetzung von Eiweissstoffen mit aller Sicherheit zurückführen, so werden doch zum mindesten durch solche Neubildung und Vermehrung von Amiden innere Metamorphosen vorhandener organischer Stickstoffverbindungen angezeigt, wenn durch die obwaltenden Verhältnisse ein anderer Ursprung ausgeschlossen ist.

Amidartige Körper sind in Pflanzen offenbar sehr verbreitet, obgleich dieselben, wie Samen lehren, in gewissen Entwicklungsstadien fehlen können. Uebrigens funktioniren Amide nicht nur als Translocationsmittel, sondern auch als Reservematerial. Als solches treffen wir Amide in Kartoffeln, Rüben, und vielleicht finden sich dieselben neben Proteinstoffen in den meisten, wenn nicht in allen saftig bleibenden Reservestoffbehältern. Ein endgültiges Urtheil gestatten die erst in jüngeren Jahren ausgedehnteren Untersuchungen noch nicht, ebenso muss es dahin gestellt bleiben, ob Amide ausnahmslos in vegetirenden Pflanzenorganen vorkommen. In solchen konnten sie wenigstens immer, wenn speziell darnach gesucht wurde, nachgewiesen werden, und hiernach darf man denselben mit Rücksicht auf den Stoffwechsel stickstoffhaltiger Körper etwa eine analoge Bedeutung zuerkennen, wie bezüglich des stickstofffreien Materiales

---

1) Es mag fernerhin der Kürze halber von Amiden gesprochen werden, obgleich auch Amidosäuren und Amine in Betracht kommen.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 830 u. 838.

den löslichen Kohlehydraten, die ja auch nicht gerade in jeder Pflanze und jedem Pflanzentheile vorkommen müssen, insbesondere auch in Samen zurücktreten oder fehlen, übrigens als Reservematerial und als Translocationsmittel funktioniren. In jeder Keimpflanze konnte, wenn speziell darauf geprüft wurde, das Auftreten von Amiden constatirt werden. Kellner[1]) fand Amide in jüngeren und älteren Entwicklungsstadien verschiedener Pflanzen und zwar sowohl in höheren Pflanzen, als auch in einigen Hutpilzen. Das Auftreten von Amiden in niederen Pilzen, namentlich in Spalt- und Sprosspilzen, ist durch verschiedene Forscher festgestellt.

Verschiedene Amide können sich in einem analogen Sinne wie verschiedene Kohlehydrate vertreten. Dem entsprechend werden auch nicht in jeder Pflanze sämmtliche plastische Amide und die vorhandenen in einem spezifisch ungleichen Verhältniss gefunden, endlich ist auch eine nach Art und Entwicklungsstadium ungleiche Menge des Stickstoffgehaltes in Amidform im Organismus vorhanden. Um dieses zu begründen, reichen die festgestellten Thatsachen vollkommen aus, obgleich ganz genaue Bestimmungen über das Mengeverhältniss einzelner Amide nicht mit aller Exaktheit ausgeführt werden konnten, und zumeist in den Auszügen nach gewissen Reaktionen (Verhalten gegen salpetrige Säure u. s. w.) auch amidartige Körpern enthalten zu sein scheinen, deren Qualität noch nicht näher ermittelt wurde.

Als Beispiel mögen hier einige Resultate mitgetheilt werden, welche Schulze[2]) mit Keimpflanzen der gelben Lupine und des Kürbis erhielt. In den Keimpflanzen der Lupine kann Asparagin selbst bis zu 30 Proc. der Trockensubstanz ausmachen und nimmt immer weit mehr Stickstoff in Beschlag, als auf die anderen nur spärlich vorhandenen Amide fällt, unter denen eine dem Tyroleucin ähnliche Substanz, ferner etwas Leucin und eine Spur Tyrosin nachgewiesen wurden. Die beiden letzteren finden sich auch in den weniger Amidkörper bildenden Kürbiskeimlingen, in welchen Asparagin relativ sehr zurücktritt, während am reichlichsten Glutamin ist, das von Schulze in Lupinenkeimlingen vergeblich gesucht wurde. Nach den freilich nur annähernden Bestimmungen lieferten 100 Th. Trockensubstanz der Kürbiskeimpflanzen 1,75 Th. Glutaminsäure, 0,06 Th. Asparaginsäure[3]), 0,06 Th. Asparagin und 0,25 Th. Tyrosin.

In Rüben ist gleichfalls weniger Asparagin, dagegen Glutamin und Betain enthalten, während der Nachweis von Glutamin in Kartoffeln nicht gelang, in denen Asparagin reichlicher vorkommt, ein Körper, der auch in den Wurzeln von Scorzonera, Robinia u. a. gefunden wird[4]). Kartoffeln und Rüben lehren uns zugleich Amide als Reservestoffe kennen und zwar ist deren Menge erheblich, da nach verschiedenen Versuchen von Schulze[5]) in reifen Kartoffelknollen

---

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 245 u. 246 Anmerk. 2. — Auch Emmerling, Versuchsstat. 1879, Bd. 24, p. 139.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 9, p. 12.

3) In den Pflanzen selbst kommt wohl hauptsächlich Asparagin und Glutamin vor, aus welchen die genannten Säuren aber sehr leicht durch Spaltung entstehen.

4) Schulze, l. c. p. 22. Vgl. ferner Gorup-Besanez, Bericht d. chem. Gesellschaft 1874, p. 570 (für Robinia); Luca und Ubaldini, Annal. d. scienc. naturell. 1864, V sér., Bd. 2, p. 380 (für Stigmaphyllon).

5) Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 86.

verschiedene amidartige Verbindungen[1]) in den Pflanzen auf, Körper, aus denen der vegetabilische Organismus wieder Eiweissstoffe zu bilden vermag. Vermuthlich werden die verschiedenen in Pflanzen vorkommenden Amide sämmtlich durch Zersetzung von Proteinstoffen entstehen können, doch lässt sich ein solcher Ursprung nicht in allen Fällen bestimmt erweisen, da auch eine synthetische Bildung, etwa aus Kohlehydraten und Salpetersäure, als möglich zugegeben werden muss und als Vorstufe für den Aufbau von Proteinstoffen vielleicht häufiger zutrifft. In anderen Fällen ist übrigens eine Entstehung von Amiden aus Proteinstoffen, oder wenigstens anderen organischen Stickstoffverbindungen, unzweifelhaft. In den reifen Samen von Lupinus luteus fallen u. a. von den 9,46 Proc. Stickstoff, welche die Trockensubstanz enthält, 8,15 Proc. auf Proteinstoffe, 1,31 Proc. auf andere Stickstoffverbindungen. Da nun Schulze und Umlauft[2]) in den 12 Tage alten Keimpflanzen so viel Asparagin gebildet fanden, dass 3,86 Proc. jenes Stickstoffvorrathes in dem Asparagin enthalten waren, so müssen Proteinstoffe in jedem Falle zersetzt worden sein. Ob zugleich etwas Asparagin aus anderen organischen, ihrer Qualität nach theilweise unbestimmten Stickstoffverbindungen des Samens entstand, lässt sich nicht sagen. Indess auch solcher Ursprung erfordert ja Metamorphosen des stickstoffhaltigen Reservemateriales, von dem noch mehr verarbeitet wurde, als das entstandene Asparagin anzeigt, da gleichzeitig noch andere amidartige Körper in freilich geringerer Menge entstanden.

Lässt sich für Keimpflanzen anderer Pflanzenfamilien, in denen eine geringere Menge von Amiden auftritt, oder für austreibende Knospen, Knollen und andere Pflanzentheile, in denen nicht selten eine grössere Menge des Stickstoffvorrathes in Form anderweitiger organischer Verbindungen vorhanden war, eine Neubildung oder Vermehrung eines Amides nicht immer gerade auf eine Zersetzung von Eiweissstoffen mit aller Sicherheit zurückführen, so werden doch zum mindesten durch solche Neubildung und Vermehrung von Amiden innere Metamorphosen vorhandener organischer Stickstoffverbindungen angezeigt, wenn durch die obwaltenden Verhältnisse ein anderer Ursprung ausgeschlossen ist.

Amidartige Körper sind in Pflanzen offenbar sehr verbreitet, obgleich dieselben, wie Samen lehren, in gewissen Entwicklungsstadien fehlen können. Uebrigens funktioniren Amide nicht nur als Translocationsmittel, sondern auch als Reservematerial. Als solches treffen wir Amide in Kartoffeln, Rüben, und vielleicht finden sich dieselben neben Proteinstoffen in den meisten, wenn nicht in allen saftig bleibenden Reservestoffbehältern. Ein endgültiges Urtheil gestatten die erst in jüngeren Jahren ausgedehnteren Untersuchungen noch nicht, ebenso muss es dahin gestellt bleiben, ob Amide ausnahmslos in vegetirenden Pflanzenorganen vorkommen. In solchen konnten sie wenigstens immer, wenn speziell darnach gesucht wurde, nachgewiesen werden, und hiernach darf man denselben mit Rücksicht auf den Stoffwechsel stickstoffhaltiger Körper etwa eine analoge Bedeutung zuerkennen, wie bezüglich des stickstofffreien Materiales

1) Es mag fernerhin der Kürze halber von Amiden gesprochen v[…] Amidosäuren und Amine in Betracht kommen.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 830 u. 850.

im Mittel nur 56,2 Proc. des Gasammtstickstoffes in Proteinstoffen gebunden sind, die übrigen 43,8 Proc. auf nicht eiweissartige Körper fallen, unter denen Amide vorwiegen. Auch in Rüben und Topinamburknollen wurden ähnliche Verhältnisse gefunden[1]. Für vegetirende oberirdische Pflanzentheile zeigen die von Kellner[2] erhaltenen Resultate, dass mindestens $^1/_8$, zumeist ein grösserer Bruchtheil des Gesammtstickstoffes in Amidform vorhanden ist.

Von den genannten Amiden scheinen in höheren Pflanzen Asparagin und Glutamin am häufigsten und reichlichsten aufzutreten, ob auch Leucin und Tyrosin[3] allgemeiner vorkommen, muss noch festgestellt werden. Für niedere Pilze ist Asparagin und Glutamin bis dahin noch nicht angegeben, dagegen sind Tyrosin und Leucin nachgewiesen, und als fernere Produkte des Stoffwechsels wurden noch folgende stickstoffhaltige, voraussichtlich als plastisches Material funktionirende Stoffe gefunden: Guanin, Xanthin, Sarkin, Hypoxanthin, Carnin[4]. Ob als Zersetzungsprodukt organischer Stickstoffverbindungen auch Ammoniak gebildet wird, wie das nach Beobachtungen von Hosaeus[5], sowie von Sabanin und Laskovsky[6] scheint, muss einstweilen fraglich bleiben.

Während der Stickstoff der zerspaltenen Proteinstoffe zur Bildung amidartiger Körper verwandt wird, geht aus dem Schwefel Schwefelsäure hervor, vielleicht entstehen auch Sulfosäuren, deren Auftreten für Pflanzen noch nicht sicher gestellt, indess für den Stoffwechsel thierischer Organismen bekannt ist. Eine solche Entstehung von Schwefelsäure wurde von Schulze[7] in den Keimpflanzen von Lupinen, Wicken und Kürbis festgestellt und der Zusammenhang mit der Eiweisszersetzung zugleich dadurch erwiesen, dass der Schwefelsäuregehalt in der Pflanze um so mehr zunahm, je grösser die Menge der gebildeten Amide war.

Sicherlich entstehen aber bei der Zersetzung von Eiweissstoffen noch weitere Produkte, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Abspaltung von Kohlensäure und stickstofffreier organischer Substanz, sei es nun mit oder ohne gleichzeitige Bildung von Amiden, ein in der Pflanze sehr verbreiteter Vorgang ist. Allem Anschein nach ist die im Athmungsprozess auftretende Kohlensäure ein Produkt der Zerspaltung eiweissartiger Moleküle im lebendigen Protoplasma, und vielfach mag dieses Metamorphosen, in denen uns als Ausgangsglieder und Endprodukte stickstofffreie organische Körper entgegentreten, so vermitteln, dass jene zu verwandelnden Stoffe inzwischen in Verband mit Eiweissmolekülen

1) Vgl. die Literatur bei Kellner, Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 250.

2) Kellner, l. c. p. 245.

3) Das über das Vorkommen dieser Körper Bekannte findet sich in den citirten Arbeiten Schulze's angegeben; auch bei Detmer, Physiol. d. Keimungsprozesses 1880, p. 180. Ferner Borodin, Bot. Ztg. 1878, p. 801. — Einen vielleicht dem Kreatin ähnlichen Körper fand Schulze in Platanenknospen.

4) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 4. Mai 1878, p. 170; Schützenberger, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 493. Verschiedenes auch in Nägeli's Schriften über Gährung u. niedere Pilze, ferner bei Müntz in Annal. d. chim. et d. phys. 1876, V sér., Bd. 8, p. 61.

5) Jahrb. d. Agrikulturchem. 1867, p. 100.

6) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 407. — Vgl. auch Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 420.

7) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 856; 1878, Bd. 7, p. 438; 1880, Bd. 9, p. 21. — Für Erbsen vgl. Kellner in Sachsse's Phytochem. Unters. 1880, I, p. 58.

treten. Etwas derartiges würde bei den durch Fermente erzielten Verwandlungen dann zutreffen, wenn diese stickstoffhaltigen Körper in einem analogen Sinne wie die Schwefelsäure bei der Aetherbildung, d. h. durch ein fortgesetztes Spiel von Neubildung und Entbildung, die Metamorphose von verhältnissmässig grossen Mengen Stärke, Rohrzucker oder anderen Körpern bewirken.

Hinsichtlich der Ausdehnung solcher Abspaltungen im Protoplasma sind wir freilich im Allgemeinen nur auf Vermuthungen angewiesen, doch ist es wenigstens gewiss, dass Pilze aus Proteinstoffen Oel und überhaupt die zum Aufbau für Zellhaut und zu sonstigen Funktionen nöthigen stickstofffreien Stoffe bilden können. Denn Schimmel-, Spross- und Spaltpilze kommen mit Proteinstoffen oder Peptonen ernährt normal fort, und speziell auch Zellhaut und Fette werden wie sonst gebildet. Das Auftreten von Fetten unter gleichzeitigem Schwinden von plasmatischen Stoffen konnte ferner Nägeli beobachten, als jugendlicheren, noch fettarmen Pilzen die Zufuhr weiterer organischer Nahrung entzogen wurde. Diese Bildung von Fetten war durchgehends um so ansehnlicher, je lebhafter Wachsthum und Athmung, also auch der Stoffwechsel thätig waren [1]. Mit diesen Erfahrungen ist zwar nicht die zwingende Nothwendigkeit, aber doch die Möglichkeit erwiesen, dass Fette und zellhautbildende Stoffe auch da durch Zerspaltung eiweissartiger Körper entstehen, wo jene nach empirischen Erfahrungen auf stickstofffreies Nährmaterial sich zurückführen. Vielleicht wird beim Keimen von Lupinus und anderen Leguminosen besonders reichlich stickstofffreies Material producirt, da letzteres gegenüber den Proteinstoffen in verhältnissmässig geringer Menge im Samen enthalten ist [2], und Amide als Zersetzungsprodukte von Eiweissstoffen reichlicher auftreten, als in Keimpflanzen anderer Arten, deren Samen eine relativ grössere Menge von stickstofffreien Reservestoffen enthält.

Ohne nothwendige Vermittlung tieferer Zerspaltungen erfahren die zur Klasse der Proteinstoffe gehörigen Körper häufige Verwandlungen ineinander, und vielleicht spielen die durch leichtere Metamorphose entstehenden Peptone eine ausgedehntere Rolle im Stoffwechsel, als es nach den derzeitigen Erfahrungen über das Vorkommen dieser Körper in der Pflanze scheinen mag. Bei unserer mangelhaften Kenntniss der zahlreichen, den Proteinstoffen zugehörigen Verbindungen müssen nothwendig manche Veränderungen übersehen werden, und wo solche nachweislich in der Pflanze stattfinden, lässt sich doch nicht leicht eine bestimmte Charakteristik der chemischen Produkte geben. Uebrigens scheinen die eigentlichen Baustoffe des Protoplasmakörpers qualitativ verschieden von den plastischen Proteinstoffen zu sein. Voraussichtlich gehören zu jenen Baustoffen eiweissartige Körper, die bisher überhaupt nicht aus den Pflanzen dargestellt wurden, weil sie an sich unlöslich sind oder mit der Tödtung des Protoplasmas sehr leicht in unlösliche Formen übergehen (vgl. § 7). Jedenfalls erfahren die in jugendliche Zellen eingeführten Proteinstoffe eine Metamorphose, da ältere Zellen, sofern sie nicht Reservestoffe führen, mit alkalischer Kupferlösung nicht mehr die violette Färbung geben, welche lösliche Eiweissstoffe mit dem genannten Reagens annehmen [3]. Wie zwischen Zellhaut und

1) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 3. Mai 1879, p. 287.
2) Vgl. Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 45.
3) Sachs, Flora 1862, p. 297.

den zu ihrem Aufbau das Material liefernden Kohlehydraten, besteht offenbar auch ein qualitativer Unterschied zwischen dem Baumaterial des Protoplasmas (Organeiweiss) und den zugeführten Proteinstoffen (circulirendes Eiweiss). Von den plastischen Eiweissstoffen scheinen weiter einige den Pflanzencaseinen zugehörige Körper wesentlich als Reservematerial zu funktioniren, während Albumine häufig circulirend, aber auch als Reservematerial angetroffen werden.

Qualität der Proteinstoffe. Ein Eingehen auf die chemischen Eigenschaften der Eiweissstoffe ist hier nicht geboten und ebenso kann dahin gestellt bleiben, ob eine Unterscheidung in Caseine und Albumine gerechtfertigt ist. Wenn Ritthausen bei gleicher Behandlung qualitativ verschiedene Caseine aus verschiedenen Pflanzen gewann, so deutet dieses jedenfalls auf Differenzen zwischen den in Pflanzen vorkommenden Proteinstoffen hin. Allerdings brauchen die dargestellten Proteinstoffe deshalb nicht der in der Pflanze vorkommenden Verbindung zu entsprechen, da ohnehin ja Eiweissstoffe sehr leicht Veränderungen erfahren. Nach Hoppe-Seyler[1]) würden die nicht coagulirbaren Caseine aus den in den Pflanzen vorkommenden coagulirbaren Globulinen hervorgehen, die zwar für sich unlöslich sind, wohl aber durch verdünnte Alkalien und manche Salze in wässerige Lösung gebracht werden können[2]). Derartige Proteinstoffe werden denn auch in der Pflanze durch lösende Agentien in Lösung gehalten. Für die in Samen sich findenden Proteinkörner konnte ich constatiren, dass sie durchgehends aus Eiweissstoffen bestehen, welche für sich in Wasser unlöslich sind und, wo eine mehr oder weniger weitgehende Lösung zu Stande kommt, dieses durch Salze bewirkt wird, welche innerhalb der Proteinkörner sich finden, durch Digestion mit Alkohol, der ganz wenig Schwefelsäure enthält, aber zersetzt und wirkungslos gemacht werden können[3]). Beachtenswerth ist also, dass eine Lösung geformter, aus Proteinstoffen zusammengesetzter Gebilde nicht nothwendig mit einer chemischen Metamorphose der constituirenden Eiweissstoffe verknüpft sein muss[4]). Wie verschiedene den Proteinstoffen (diese im weitesten Sinne genommen) zugehörige Verbindungen eine physiologisch besondere Bedeutung haben, können u. a. noch die den Eiweisskörpern sicher nahe stehenden Fermente (Diastase, Invertin u. a.) lehren, auch lässt die intensive Aufspeicherung von Carmin und anderen Farbstoffen auf einen qualitativen Unterschied der den Protoplasmakörper aufbauenden, vermuthlich eiweissartigen Stoffe schliessen. Ob gerade das Nuclein immer ein wesentlicher Bestandtheil des Zellkernes oder überhaupt pflanzlichen Protoplasmas ist, muss fraglich bleiben[5]). Beiläufig sei noch bemerkt, dass die Krystalloide der Paranuss nach Schmiedeberg[6]) wahrscheinlichst aus einem Magnesiumvitellinat bestehen.

Um die Anhäufung von Asparagin in Keimpflanzen von Lupinus luteus zu demonstriren, sind nachstehende von Schulze[7]) gefundene Zahlen mitgetheilt. Aus diesen ist auch zu ersehen, dass mit Abnahme der Eiweissstoffe Asparagin zunimmt, übrigens auch die anderen, nicht einzeln bestimmten stickstoffhaltigen Körper eine Vermehrung erfahren. Die im Dunklen

---

1) Physiolog. Chemie 1877, p. 75. Weyl, Beiträge z. Kenntniss thierisch. u. pflanzl. Eiweisskörper 1877; Vines, Proceedings of the Royal Soc. 1880, Nr. 204, p. 387. — Vgl. dazu Ritthausen, Die Eiweisskörper 1872, und dessen Aufsätze in Pflüger's Archiv 1877, Bd. 15, p. 269; 1878, Bd. 19, p. 15; 1880, Bd. 21, p. 81.

2) Ausser den oben citirten Schriften vgl. Detmer, Unters. über d. Keimungsprozess in Wollny, Forschungen auf dem Gebiete d. Agrikulturphysik, Bd. II, Heft 4.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 491.

4) Bei jeder Lösung muss natürlich eine gewisse Desorganisation stattfinden, und es ist schwer zu verstehen, warum Tangl eine weitläufige Discussion darüber nöthig hält, ob die Desorganisation oder die Lösung das primäre sei. Tangl, Das Protoplasma der Erbse. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. I.

5) Hoppe-Seyler, Physiol. Chemie 1877, p. 84. — Nach Nägeli (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 4. Mai 1878, p. 178) fehlt Nuclein in den Hefezellen.

6) Zeitschrift f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 205.

7) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 848.

erzogenen Keimpflanzen wurden nach 8 Tagen, resp. 13 Tagen geerntet; an den ersteren hatte das hypocotyle Glied eine Länge von 2—2,5 cm, an den letzteren von 7—9 cm.

	1 100 gr Trockensubstanz d. reifen Samen enthalten gr	2 Die nach 8 Tagen gebliebenen 87,4 gr enthalten gr	3 Differenz 1—2	4 Die nach 13 Tagen gebliebenen 81,7 gr enthalten gr	5 Differenz 2—4	6 Differenz 1—4
Conglutin	43,57	21,40	— 22,17	10,25	— 11,15	— 33,32
Albumin	1,50	3,53	+ 2,03	1,41	— 2,12	— 0,09
Asparagin . . .	0	9,78	+ 9,78	18,22	+ 8,44	+ 18,22
Amide, Alkaloide und unbestimmbare Stoffe . .	11,66	?		23,97		+ 12,31

Die Entstehung von Albumin aus einem Casein-Proteinstoff tritt in obiger Tabelle weniger hervor, wurde aber in aus Samen sich entwickelnden Leguminosen von Theile[1]) und Knop[2]) bemerkt.

Peptone. Diese sind innerhalb der Pflanze bisher von Schulze[3]) in Lupinenkeimlingen, und zwar in sehr geringer Menge, nachgewiesen, doch ist eine allgemeinere Verbreitung nicht ausgeschlossen, da speziellere Untersuchungen fehlen. Uebrigens scheinen auch peptonisirende Fermente nicht allgemein in den Pflanzen vorzukommen. Reichlich secernirt werden solche, wie früher mitgetheilt wurde (§ 47), von Spaltpilzen und fleischverdauenden Phanerogamen, ferner wurden dieselben von Gorup-Besanez[4]) aus dem Samen von Wicke, Hanf, Flachs und aus gekeimter Gerste dargestellt, jedoch in Lupinensamen und im Mutterkorn vergeblich gesucht. Will[5]) und ebenso Krauch[6]) konnten dann in keinem der von ihnen benutzten Objekte ein peptonisirendes Ferment nachweisen, u. a. nicht in Maissamen, die von beiden Forschern untersucht wurden, und weiter nicht in den von Krauch geprüften Keimpflanzen des Kürbis, in den ruhenden Knospen und Trieben der Rosskastanie und der Birke, sowie in Zwiebeln und Kartoffeln. Auch in Keimpflanzen der Bohne suchte Will vergeblich nach einem peptonisirenden Fermente, während nach van der Horst[7]) ein solches in den Cotyledonen vorhanden sein soll. Ein derartiges Ferment fand ferner Krukenberg[8]) in den Plasmodien von Aethalium septicum. Weiter ist ein reichlicheres Vorkommen eines peptonisirenden Fermentes in dem Milchsaft von Carica papaya von Wurtz und Bouchut[9]), sowie von Wittmack[10]) nachgewiesen worden. Auch im Milchsaft von Ficus carica fand Bouchut[11]) ein Fibrin lösendes Ferment. Während das Ferment aus Carica papaya, wie das pankreatische Ferment, auch in alkalischer Lösung peptonisirt, wirkt das Ferment der fleischverdauenden Pflanzen, wie Pepsin, nur in saurer Lösung, und die Fermente aus Samen verhalten sich, soweit sich den Mittheilungen entnehmen lässt, ähnlich. Ebenso ist nach Krukenberg das Ferment von Aethalium nur in saurer Lösung wirksam, und es muss deshalb fraglich bleiben, ob dasselbe in den stets alkalisch oder neutral reagirenden Plasmodien Peptone zu bilden vermag. Ueber die Eigenschaften der Peptone liegen vielfach nicht übereinstimmende Angaben verschiedener Forscher vor, die vielleicht dadurch ent-

1) Jenaische Zeitschrift f. Medicin etc. 1868, p. 280.
2) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 88.
3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 10.
4) Berichte d. chem. Ges. 1874, Bd. 7, p. 1478, u. 1875, Bd. 8, p. 1510.
5) Mitgetheilt von Krauch, Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 78.
6) L. c. 7) Chem. Centralblatt 1878, p. 279.
8) Unters. d. physiol. Instituts in Heidelberg, Bd. II, p. 273.
9) Compt. rend. 1879, Bd. 89, p. 425, u. 1880, Bd. 90, p. 1379.
10) Sitzungsb. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin 19. Febr. 1878.
11) Compt. rend. 1880, Bd. 91, p. 67.

standen, dass Pepton ein Gattungsbegriff für verschiedenartige Produkte ist[1]). Da die Peptone nach einigen Forschern schwierig, nach anderen leicht diosmiren sollen, so lässt sich auch nicht sagen, in wie weit sie ihrer diosmotischen Eigenschaften halber bedeutungsvoll für die Pflanze sind.

Eine tiefere Zerspaltung der Eiweissstoffe bewirkende Fermente konnten nicht aus Pflanzen isolirt werden[2]). Bemerkenswerth ist übrigens, dass die Zerspaltung von Eiweissstoffen durch Säuren und Alkalien gleichfalls Amide, jedoch in einem ganz anderen Mengenverhältniss liefert, als sie in der Pflanze auftreten. Im Tyrosin tritt uns auch der Benzolkern aus den Proteinstoffen entgegen. Harnstoff, welcher das häufigste Produkt der Eiweisszersetzung im thierischen Organismus vorstellt, ist bis dahin in Pflanzen nicht gefunden worden.

Die Ursachen für Ansammlung von Amiden.

§ 60. Da es zur Bildung von Eiweissstoffen aus Amiden der Mitwirkung stickstofffreier, organischer Stoffe bedarf, so werden bei ungenügender Menge dieser die sonst zur Verarbeitung bestimmten Amide in der Pflanze verbleiben und eventuell in erheblicher Menge sich anhäufen. Während unter normalen Verhältnissen von dem beim Keimen so reichlich producirten Asparagin in weiter entwickelten Leguminosenpflanzen endlich nichts mehr zu finden ist, verbleibt das Asparagin massenhaft in Pflanzen, denen mit der Kohlenstoffassimilation die Zufuhr organischer Nahrung abgeschlossen ist[3]). Diese Anhäufung zeigen sowohl die im Dunklen erzogenen, wie die am Licht in kohlesäurefreier Luft erwachsenen Keimpflanzen von Lupinus luteus bis an ihr Lebensende. Durch dieses Verhalten aber konnte ich beweisen[4]), dass nicht das Licht als solches, sondern nur der Ausschluss der Kohlenstoffassimilation die Verarbeitung des producirten Asparagins verhinderte. Ein ganz analoges Verhalten bieten ja auch Pilze, welche in einer Nährlösung, die neben Aschenbestandtheilen nur Methylamin oder Aethylamin enthält, nicht gedeihen, während sie unter Verarbeitung dieser Stoffe vortrefflich wachsen, wenn Zucker der Lösung hinzugefügt wird. Unter diesen Umständen kommen Pilze auch ausgezeichnet fort, wenn an Stelle jener Stickstoffverbindungen Asparagin gesetzt wird, während dieses allein wenigstens Schimmelpilze kaum verarbeiten können[5]).

Jedenfalls ist mangelhafter Vorrath an disponiblen Nährstoffen auch die Ursache, dass Asparagin in mikrochemisch nachweisbarer Menge in vielen Pflanzen nur dann zu finden ist, wenn diese einige Zeit im Dunklen verweilten. Denn welches hier auch immer die Ursachen der Bildung gewesen sein mögen, das Verschwinden von Asparagin in beleuchteten Pflanzen (Papilionaceen u. a.) lehrt, dass mit der Kohlenstoffassimilation die Bedingungen für eine Ansammlung von Asparagin in bestimmten Entwicklungsstadien nicht gegeben sind, in denen der Abschluss von Licht die Ansammlung von nicht ganz unerheblichen Mengen

1) Vgl. hierüber Schmidt-Müllheim, Archiv f. Physiol. von Du Bois-Reymond 1879, p. 39; Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 9.

2) Bei Einwirkung von Pancreas auf Weizenkleie sollen nach Knierim (Chem. Centralblatt 1876, p. 424) Leucin, Glutaminsäure, Asparaginsäure und andere Produkte entstehen.

3) Vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 548.

4) Monatsb. d. Berlin. Akadem. 1873, p. 780. — Die Versuchsanstellung wird durch Fig. 28, p. 191 versinnlicht.

5) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1880, p. 311, 335 u. a.

dieses Körpers veranlasst. Nach Borodin's[1]) Untersuchungen scheinen aber alle höheren Pflanzen, ins Dunkle gebracht, Asparagin bilden zu können, wenigstens war solches in den untersuchten Objekten immer nachzuweisen, wenn auch normalerweise Asparagin nicht auftritt, wie z. B. in den Knospen und Trieben von Lonicera tatarica, Syringa, Betula und Alnus[2]). Auch in den verschiedensten Blüthentheilen blieb die Bildung von Asparagin nie aus, ebenso entstand es in den etiolirten Sprossen eines darauf untersuchten Laubmooses (Mnium sp.?). Gewöhnlich wurden die Versuche mit abgeschnittenen Pflanzentheilen gemacht, dass aber nicht das Abschneiden als solches die Ursache der Ansammlung war, zeigen Versuche mit Zweigen von Lonicera und Syringa, deren austreibende Knospen Asparagin auch dann bildeten, wenn sie in Verband mit der Mutterpflanze verdunkelt worden waren.

Der geringere Vorrath an disponiblen Nährstoffen macht es auch leicht verständlich, dass Asparagin im Allgemeinen um so schneller auftrat, je kleiner die abgetrennten Pflanzentheile waren. Solche Versuche, welche Borodin auch mit Knospen ausführte, die nur mit einem winzigen Stammstück in Verband gelassen waren, lehren zugleich, dass das Asparagin nicht zugeleitet wurde, sondern an Ort und Stelle in den austreibenden Organen entstand. Nach diesen Erfahrungen ist es auch leicht begreiflich, warum im Freien bestimmte Theile einer Pflanze nicht immer Asparagin bilden. Doch fand Borodin bei ziemlich vielen Pflanzen in sich entwickelnden Organen, in Laubtrieben und Blüthentheilen, nachweisbare Mengen von Asparagin. Ausser diesem Amide konnte Borodin noch Tyrosin in etiolirten Kartoffeltrieben und in verdunkelten Wickenpflanzen mikrochemisch erkennen[3]).

Da nun nach Früherem Amide in vegetirenden Pflanzentheilen nie zu fehlen scheinen, der mikrochemische Nachweis von Asparagin indess nicht überall gelang, so werden spezielle Untersuchungen zu entscheiden haben, ob dieser Körper wirklich fehlte oder seine geringe Menge die Erkennung verhinderte, ob endlich in den verdunkelten Pflanzen gerade Asparagin in verhältnissmässig grosser Menge producirt wird. Uebrigens dürfte mit fortgesetzter Lichtentziehung die Gesammtmenge der Amide wohl immer zunehmen, wie es auch für Papilionaceen direkt erwiesen ist.

Eine solche Ansammlung von Asparagin kann nun durch die Einschränkung des disponibeln stickstofffreien Nährmateriales in zweierlei Weise veranlasst werden. Entweder spielen sich in allen Zellen dauernd Zerspaltungen eiweissartiger Körper ab, in welchen auch das fragliche Amid entsteht, dessen Anhäufung aber durch fortwährende Verarbeitung vermieden wird, oder es fallen erst mit dem Mangel anderen Nährmateriales und als Ersatz für dieses Proteinstoffe einem entsprechend zersetzenden Stoffwechsel anheim. Wo hier die Wahrheit liegt, ist derzeit nicht bestimmt zu entscheiden, am wahrscheinlichsten mag ein Zusammenwirken beider Möglichkeiten dünken. Dass thatsächlich bei

1) Bot. Ztg. 1878, p. 801.

2) Makrochemisch wurde von Schulze (Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 25) in zuvor dunkel gehaltenen Zweigen der Birke und der Rosskastanie Asparagin und die gleichzeitige Existenz anderer Amide nachgewiesen.

3) Zur näheren Erkennung der ausgeschiedenen Kryställchen benutzte Borodin die Unlöslichkeit in einer gesättigten Tyrosinlösung.

Mangel stickstofffreier plastischer Stoffe Eiweisskörper in ausgedehnterem Maasse verarbeitet werden können, lehren Pilze, die, mit Eiweiss allein ernährt, aus diesem alle Körperbestandtheile bilden, aber nur eine geringere Menge der gebotenen Proteinstoffe verarbeiten, wenn ihnen neben diesen Zucker oder ein anderer geeigneter Nährstoff geboten ist[1].

Auf der anderen Seite ist eine dauernde Zerspaltung eiweissartiger Moleküle im lebensthätigen Protoplasma nicht zu bezweifeln, jedoch ist nicht bestimmt bekannt, ob die allgemein thätigen und nothwendigen Zertrümmerungen, wie sie u. a. im Athmungsprocess uns entgegentreten, mit einer Bildung von Amiden verknüpft sind. Dieses ist zwar durchaus nicht unwahrscheinlich, jedoch mit dem Auftreten von Asparagin bei Entwickelung von Samen, Knospen u. s. w. unter normalen Bedingungen nicht zweifellos erwiesen, da hier ja auch dem Aufbau von Protoplasmakörpern und der Stoffwanderung dienstbare Metamorphosen in Betracht kommen, und die massenhafte Produktion von Amiden in Papilionaceen lehrt, wie ausgedehnt zu dem Ende Proteinstoffe zertrümmert werden. So wenig wie diese Entstehung von Amiden, kann die allgemeine Verbreitung dieser Körper in vegetirenden Pflanzen für sich allein ein entscheidendes Argument abgeben. Vielleicht gestattet schon ein quantitativer Vergleich der mit und ohne Mangel an Nährmaterial auftretenden Produkte ein Urtheil darüber, ob in der hungernden Pflanze Organeiweiss als vicarirender Nährstoff in Zersetzungen gerissen wird, denen es sonst nicht anheimgefallen wäre. Borodin hält eine solche Entstehung von Amiden für unwahrscheinlich, vermochte indess entscheidende Gründe nicht anzuführen.

Mit den mitgetheilten Thatsachen ist die Nothwendigkeit von stickstofffreien plastischen Stoffen zur Regeneration von Eiweissstoffen aus Amiden empirisch erwiesen. Allgemein freilich ist ein solches Zusammenwirken nicht nöthig, da z. B. mit Asparagin als einziger organischer Nahrung Schimmelpilze, auch Spaltpilze ganz gut gedeihen können, letztere aber mit Methylamin und Aethylamin ebenfalls nur bei Gegenwart anderer Nährstoffe fortkommen[2].

Wenn Schulze[3] an der trotz Existenz stickstofffreier plastischer Körper fortschreitenden Asparaginbildung in Lupinenkeimpflanzen Anstoss nimmt, so verkennt er die in allen physiologischen Funktionen maassgebenden speciellen Bedingungen. Die Zellen, in welchen Eiweissstoffe zertrümmert werden, müssen ja mit der Aufgabe, solche zu regeneriren, nicht vertraut sein, eine Fähigkeit, die entschieden dem Meristemgewebe jugendlicher Organe zukommt, in denen auch die zuwandernden plastischen Stoffe, Asparagin und Kohlehydrate verarbeitet werden. Das Zusammenvorkommen dieser Körper innerhalb der Pflanze ist ja an sich nicht wunderbarer, als das Zusammenvorkommen anderer Stoffe, welche unter bestimmten Umständen oder an bestimmten Orten im Stoffwechsel zusammengreifen. Fällt solche Verarbeitung in der Oekonomie der Pflanze einer Zelle nicht zu, so brauchen solche Körper durchaus nicht räumlich getrennt zu sein, um sich indifferent zu verhalten, und so können auch Asparagin und Glycose, wie das bei Lupinus für bestimmte Zellen thatsächlich zutrifft, in gemeinschaftlicher Lösung vereint sein. Natürlich kann auch gelegentlich ein Körper vor Verarbeitung geschützt werden, indem er in einer hierzu ungeeigneten Form sich findet, oder eine räumliche Trennung besteht, die übrigens innerhalb des gegliederten Organismus einer einzelnen Zelle möglich ist. Bedenken, welche hinsichtlich der trotz Beleuchtung fortdauernden Asparaginbildung Schulze früher äusserte, hat dieser in jüngeren Publikationen fallen gelassen. Bei richtiger Erwägung der maassgebenden Verhältnisse

1 Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 3. Mai 1879, p. 296.
2 Nägeli, Ebenda 5. Juli 1880, p. 314 u. 343.
3 Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 34.

kann es ja auch nicht Wunder nehmen, dass die Anhäufung von Amiden zunächst im Wesentlichen wie im Dunklen fortschreitet, wenn auch zu den plastischen Stoffen des Reservematerials noch Produkte der Kohlenstoffassimilation treten[1]. Obgleich die Asparaginbildung an sich unabhängig von Beleuchtung vor sich geht, so ist doch nicht ausgeschlossen, dass jene im Licht ein wenig anders verläuft, da Wachsthum oder andere Vorgänge, welche im Dunklen modificirt werden, eine Rückwirkung auf den Eiweissumsatz geltend machen können.

Eine durchaus nicht gerechtfertigte Voraussetzung macht Schulze[2], indem er annimmt, die Eiweisszersetzung in der Pflanze müsse die Amide in einem gleichen Verhältniss liefern, wie die Zerspaltung durch gewisse chemische Agentien. Eine solche Uebereinstimmung kann man wahrlich nicht ohne weiteres fordern, wenn sogar schon zahlreiche Erfahrungen der Chemie lehren, dass bei verschiedenen Operationen die Zersetzungsprodukte desselben Körpers ungleich ausfallen. Der Pflanze, welche nachweislich die Fähigkeit hat, die im Eiweiss vereinigten Molekülkomplexe aus den verschiedensten Nährstoffen zu formiren, kann auch die Fähigkeit nicht abgesprochen werden, diese Molekülkomplexe wieder beim Zerfall der Eiweisskörper in verschiedener und für den Organismus spezifischer Weise zu zertrümmern. Mit obiger Voraussetzung fällt aber auch die von Schulze für die Anhäufung von Asparagin nöthig gehaltene Erklärung, nach der dieser Körper bei der Eiweisszerspaltung zwar nur in relativ geringer Menge entsteht, indess mit der fortdauernden Zersetzung von Proteinstoffen sich ansammelt, weil das Asparagin schwieriger verarbeitet wird, als andere Amide. Diese Annahme fordert übrigens spezifisch verschiedene Befähigungen, da, wie mitgetheilt wurde, die Amide in ganz ungleichen Verhältnissen auftreten, und in Pilzen Asparagin vielleicht immer fehlt. Wenn wir einer solchen Hypothese auf Grund der Thatsachen eine Berechtigung nicht zuerkennen können, so wird damit doch keineswegs das Faktum bestritten, dass verschiedene Stoffe ungleich leicht im Organismus verarbeitet werden. In dem Sinne, wie von einer Vertretung stickstofffreier Stoffe, müssen wir auf Grund der empirischen Erfahrungen auch von einer Vertretung plastischer Stickstoffmaterialien, im Speziellen auch der Amide, sprechen, die gelegentlich auch in verschiedenen Individuen derselben Art in wechselnden Verhältnissen sich finden[3].

Historisches. Erst in jüngerer Zeit hat sich allmählich die Erkenntniss entwickelt, dass in der Pflanze die organischen Stickstoffverbindungen, insbesondere auch die Eiweissstoffe, mannigfache und z. Th. tief eingreifende Metamorphosen im Dienste physiologischer Funktionen mindestens ebenso reichlich erfahren, als stickstofffreie plastische Materialien. Eine solche Auffassung kann man auch nicht Liebig[4] zuschreiben, der freilich Stickstoffverbindungen im Allgemeinen als etwa fermentähnlich vermittelnde Ursachen mannigfacher Stoffumwandlungen ansprach. Auf tiefgreifende, mit Bildung von krystallisirenden Stickstoffverbindungen verknüpfte Zersetzungen von Eiweissstoffen wurde dann von Hartig[5] hingewiesen, und seine Beobachtungen würden tiefer in die Entwicklung unseres Themas eingegriffen haben, wenn nicht das richtig Gesehene in seinen Lehren über die Eiweisskörper in der Pflanze, ebenso wie in anderen Fällen, mit dem Verfasser eigenthümlichen und zum guten Theil irrigen Anschauungen durchwebt wäre. Nachdem ich (1872) dann für spezielle Fälle die physiologische Bedeutung tiefgreifender Zersetzung von Eiweissstoffen dargethan hatte, wurde weiterhin von verschiedenen Forschern, so von Schulze, Borodin u. A., der Eiweissumsatz in der Pflanze weiter verfolgt[6]. Auch der noch näher zu behandelnde Athmungsprozess spielt sich offenbar unter fortdauerndem Umsatz stickstoffhaltiger Körper ab.

---

1) Aeltere Literatur über Asparaginbildung im Licht und im Dunklen habe ich in Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 557 angeführt. Weitere Versuche finden sich bei: Cossa, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 182; Sachsse, ebenda 1874, Bd. 17, p. 88; Sabanin u. Laskovsky, ebenda 1875, Bd. 18, p. 405; Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 40.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 28; Bot. Ztg. 1879, p. 213.

3) Vgl. hierzu Schulze l. c., p. 34 Anmerkg.

4) Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, p. 220; vgl. auch p. 64.

5) Entwicklungsgesch. d. Pflanzenkeims 1858, p. 126.

6) Die frühere Auffassung ist z. B. gekennzeichnet in Mayer's Agrikulturchemie 1871, I. Aufl., Bd. I, p. 214.

[illegible]weitige Stoffwechselprodukte.

[illegible] eine kurze Uebersicht über das gegeben werden, [illegible] Bedeutung im Stoffwechsel über solche Körper [illegible] bei Behandlung der Metamorphosen des [illegible] finden konnten. Bei der mangel[illegible] welchen diese Körper entspringen, muss im All[illegible] sie Nebenprodukte anderer Metamorphosen [illegible] gewisser Prozesse auftreten.

[illegible] Pflanzenschleime.

[illegible] Kohlehydrate scheinen sich vielfach als [illegible] allgemein, da nach Frank [1]) beim [illegible] der schleimige Inhalt gewisser Zellen [illegible] wie die Stärke aus den umgebenden Zellen. [illegible] nur durch Metamorphose von Zellhaut [illegible] auch aus gelösten Kohlehydra[illegible] und Prillieux [2]) kann Schleim in [illegible] Zellhaut hervorgehen, während [illegible] keinen Beitrag liefert. Das ist [illegible] der Orchis, in denen Schleim aus lös[illegible] dürfte, da die schleimführenden Zellen während [illegible] den umgebenden Zellen sich übrigens [illegible] des Schleimes im Innern von Zellen dürfte [illegible] Stoffen nicht allein zu suchen [illegible] Zweck, welchen die Verschleimung der [illegible]

[illegible] Säuren.

[illegible] organische Säure, und einige dieser [illegible] insbesondere für Oxalsäure, dann für [illegible] auch Weinsäure, Ameisensäure, [illegible] es nach den bisherigen Erfah[illegible] finden sich in Pflanzen auch höhere [illegible] hier nicht mehr zu berücksichtigen [illegible] zum guten Theil an Basen gebunden, [illegible] Das zeigen u. a. die sauren Secrete [illegible] Wirkungen von Wurzeln auf [illegible] organischer Säuren in vielen [illegible] Reaktion des Zellsaftes (§ 62). Von [illegible] in der Pflanze in unlöslicher Form nur [illegible] allerdings ungemein verbreitet,

[1] [illegible] Bd. 5, p. 161.

[2] [illegible] 1875, VI ser. Bd. 1, p. 192.

im Zellsaft und Protoplasma, zuweilen auch in der Zellhaut sich finden, jedoch nicht gerade in jeder Pflanze vorhanden sein müssen[1]. Uebrigens können auch lösliche Oxalate in Pflanzen in reichlicher Menge sich finden, wie z. B. in Sauerampfer und Sauerklee.

Während mit Oxalsäure und Ameisensäure Pilze nicht ernährt werden können, geben die Aepfelsäure und die anderen oben genannten Säuren eine gute Nahrung ab[2]. Hiernach würden in höheren Pflanzen Oxalsäure und Ameisensäure wohl schwerlich als plastisches Material nutzbar sein können, ob die anderen organischen Säuren in diesem Sinne häufig oder vereinzelt Verwendung finden, ist leider noch eine offene Frage. Unentschieden ist auch noch, ob die freie Säure in reifenden Früchten in Folge einer Verarbeitung oder einfach durch Neutralisation abnimmt (§ 66), doch scheinen wenigstens gewisse Metamorphosen vorzugehen, da nach Erlenmeyer[3] nur in unreifen, nicht in reifen Weintrauben Glycolsäure vorkommt. Auf die Abnahme von Säuren in keimenden Lupinen, wie sie die von Schulze[4] mitgetheilten Tabellen zeigen, ist kaum Werth zu legen, da auf Bestimmung gerader dieser Körper keine besondere Aufmerksamkeit verwandt wurde. Warum in gewissen Pflanzen organische Säuren im Sonnenlicht verschwinden, musste noch fraglich gelassen werden (§ 39).

Aus der Lösung von Calciumoxalat folgt natürlich noch nicht eine Verarbeitung der Oxalsäure. Eine Auflösung von Calciumoxalat beobachtete Frank[5] in den ausgewachsenen Schleimzellen im Innern der Knollen von Orchideen, und Sorauer[6] fand, dass die während der Ausbildung reichlich in Kartoffelknollen sich einfindenden Krystalle von oxalsaurem Calcium mit der Reife schwinden. Nach Aé[7] soll Lösung von Calciumoxalat beim Entleeren von Blättern, beim Austreiben von Knospen und beim Keimen von Samen häufiger vorkommen. Doch ist in sehr vielen Fällen das Verbleiben der Krystalle an dem Orte ihrer Entstehung gewiss und die Angaben Aé's scheinen kritischer Prüfung bedürftig zu sein. Wenn es sich übrigens nur um eine Lösung handeln sollte, so würde es doch jedenfalls von Interesse sein zu erfahren, ob diese durch freie anorganische Säuren, Doppelzersetzungen oder andere Ursachen erzielt wird.

Als Mittel, Basen zu neutralisiren[8], fällt den Säuren jedenfalls eine Rolle im Stoffwechsel zu, mag nun das Primäre die Produktion der Säure sein, oder

1) So fehlt Calciumoxalat der Maispflanze nach de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 916.

2) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 283.

3) Cit. in Liebig, Die Chemie in Anwend. auf Agrikultur etc., 1876, 9. Aufl., p. 30 Anmkg.

4) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 848.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 181.

6) Annal. d. Landwirthschaft 1868, Bd. 52, p. 156; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 648.

7) Flora 1869, p. 183. — Spuren von Lösung fand ich an Krystallen von Calciumoxalat in den Samenlappen keimender Lupinen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 572). Auch nach van der Ploeg scheint hier und da Lösung des fraglichen Körpers vorzukommen, soweit ich aus einem Referate im Chem. Centralblatt 1880, p. 72 entnehmen kann.

8) Auf die Wechselbeziehungen zwischen organischen Säuren und anorganischen Basen wurde von Liebig hingewiesen (Die Chemie in ihrer Anwendg. auf Agrikultur etc. 1840, p. 86.

diese in anderen Fällen sich bilden, weil die Prozesse, in denen Basen disponibel werden, zugleich selbstregulirend sind, indem sie Veranlassung zu Entstehung von Säuren geben. Da gewisse Salzlösungen in Wasserkulturen alkalisch werden (§ 12), so ist damit der unter Umständen im Verhältniss zu den Basen überwiegende Verbrauch von anorganischen Säuren dargethan. Die organischen Säuren dürften aber allgemein nicht nur durch Sättigung von Basen nachtheilige Folgen für die Pflanze vermeiden, sondern auch wesentlich mitwirken, dass die in Salzen gebundenen anorganischen Säuren für Verwendung im Organismus disponibel werden. Solches könnte sogar durch direktes Freimachen von anorganischen Säuren erreicht werden, denn wenn zunächst auch eine noch so kleine Menge durch freie organische Säuren ausgetrieben wird, so vermag damit doch eine endlich vollkommene Zersetzung eines Salzes erreicht zu werden, wenn die freiwerdende Säure fortwährend verarbeitet wird. Aus jedem anorganischen Salze dürfte aber wohl ein Minimum von Säure durch eine organische Säure in Freiheit gesetzt werden; eine partielle Austreibung von Salpetersäure bei Einwirkung von Oxalsäure auf Salpeter ist übrigens durch Emmerling[1] nachgewiesen.

Bereits C. Sprengel[2] sprach die organischen Säuren als ein Mittel an, um die Verarbeitung der in Salzen in die Pflanze eingeführten Salpetersäure und Schwefelsäure zu gestatten. Dass in diesem Sinne die Oxalsäure bei der Eiweissbildung in der Pflanze wirksam sei, suchte Holzner[3] wahrscheinlich zu machen, der damit also nur einen speziellen Fall ins Auge fasste. Auch muss ja nicht nur die Oxalsäure in solcher Weise wirken, der freilich zu Gute kommt, dass sie eine stärkere Säure ist und mit Kalk ein sich unlöslich abscheidendes Salz bildet. Allerdings ist immer noch fraglich, ob zu solchem Zwecke freie organische Säuren eine ausgedehntere Rolle spielen, da nicht alle Pflanzensäfte sauer reagiren. Wie dem aber auch sei, die organischen Säuren werden immer die Bedeutung behalten, mit den im Stoffwechsel disponibel werdenden Basen sich zu vereinigen. In diesem Sinne funktioniren aber organische Säuren, speziell auch die Oxalsäure, sicher nicht allein bei Synthese von Eiweissstoffen. Denn entsteht auch Calciumoxalat in Organen, in welchen Eiweissstoffe gebildet werden, so tritt es doch auch häufig in Zellen auf, in denen eine solche Bildung und sicher eine Synthese unter Verwendung anorganischer Stickstoffverbindungen nicht stattfindet. Ich erinnere nur daran, dass Krystalle von oxalsaurem Calcium nicht selten bei Entleerung von Reservestoffen in Samenlappen u. s. w. auftreten.

Offenbar sind die, bestimmten Zwecken[4] dienenden, organischen Säuren nicht nur nebensächliche Produkte eines anderen Zielen zustrebenden Stoffwechsels, doch mag wohl auch speziell die Oxalsäure häufiger in analogem Sinne wie Kohlensäure ein Nebenprodukt bei Zerspaltungen und Verbrennungen sein. Bestimmte Prozesse, in denen Oxalsäure allgemeiner und vorwiegend auftritt, lassen sich zur Zeit nicht angeben. Das häufige Zusammenvorkommen von Schleim und Raphiden[5], das ziemlich verbreitete Auftreten von krystallführenden Zell-

1) Bericht d. chem. Gesellschaft 1872, p. 780. Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 163.
2) Die Lehre vom Dünger 1839, p. 62. 3) Flora 1867, p. 520.
4) Auch die relativ hohe osmotische Leistung der Salze zählt hierher, vgl. § 11.
5) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 146.

reihen im Siebtheil der Gefässbündel[1]), die nicht selten geringere Grösse oder besondere Form der Zellen, welche grössere Krystalle von Calciumoxalat führen, und andere Vorkommnisse sind alles Thatsachen, die in genetischer Beziehung zunächst noch eine mehrseitige Deutung zulassen. Wenigstens Calciumoxalat tritt in verschiedenen Pflanzen bei analogen Prozessen in Masse oder in geringer Menge oder gar nicht auf und ist auch in denselben Organen einer Art in individuell verschiedener Menge zu finden[2]).

In gewissen Fällen scheinen im Dunklen organische Säuren reichlicher als am Licht zu entstehen (§ 39), doch ist speziell für Calciumoxalat ein Unterschied zwischen den am Licht und im Dunklen gehaltenen Pflanzen nicht bekannt. Auf die Form der Krystalle von oxalsaurem Calcium haben augenscheinlich die während der Bildungszeit herrschenden Verhältnisse einen Einfluss, und auf diese wird umgekehrt die Beachtung der Form Rückschlüsse gestatten. Wenigstens lassen sich auch ausserhalb des Organismus, je nach den Bedingungen, Krystalle mit 2 oder 6 Aequivalenten Wasser erhalten[3]), und nach Vesque[4]) ausserdem verschiedene Gestalten, wie sie auch in der Pflanze vorkommen, bei Benutzung verschieden zusammengesetzter Lösungen gewinnen.

Gerbsäuren.

Zumeist scheinen einmal gebildete Gerbsäuren nicht weiter in den Stoffwechsel gezogen zu werden, doch gibt Schell[5]) bestimmt an, dass in manchen Fällen Gerbsäure verschwindet oder wenigstens vermindert wird, und auch von Wigand[6]) wurde Gerbsäure als plastisches Material angesprochen. Nach Schell entsteht u. a. beim Keimen der ölhaltigen Samen von Cynoglossum officinale, Anchusa officinalis, Echium vulgare neben Stärke reichlich Gerbstoff, welcher weiterhin nur noch in Spuren in der Keimpflanze zurückbleibt. Ferner findet unser Autor in Zweigen von Pinus sylvestris, Larix europaea, Ribes grossularia im Winter reichlich Gerbsäure, die mit der Weiterentwicklung erheblich abnimmt. Insbesondere sollen Gerbsäuren dann verarbeitet werden, wenn plastische, stickstofffreie Nährstoffe fehlen oder in geringer Menge vorhanden sind[7]). Dagegen funktioniren eisengrünende wie eisenbläuende Gerbsäure sowohl als

---

1) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 148 u. 544.

2) Als Beispiel vgl. die Beobachtungen an Kleeblättern von de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 917.

3) E. Schmidt, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1856, Bd. 97, p. 225; Holzner, Flora 1864, p. 557.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 300.

5) Bot. Jahresb. 1875, p. 872.

6) Bot. Ztg. 1862, p. 122. — Ueber Vorkommen der Gerbsäure vgl. ausser Wigand's u. Schell's Abhandlungen: Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 17; Treml, Compt. rend. 1865 u. folgende Jahrgänge; Petzold, Ueber Vertheilung d. Gerbstoffs in Holzgewächsen, Halle 1876; de Bary, Anatomie, p. 160 u. 451.

7) Von Sachs (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 25 u. 62), ebenso von Schröder (Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 118) wurde eine Verarbeitung von Gerbsäure in den untersuchten Pflanzen nicht beobachtet. Dulk (Versuchsstat. 1875, Bd. 17, p. 192) fand in Buchenblättern bei quantitativer Bestimmung eine Zunahme der Gerbsäure bei der herbstlichen Entleerung der Blätter. Aus den quantitativen Bestimmungen Stöckhardt's (Jahrb. f. Agrikulturchem. 1864, p. 80) ist nichts Bestimmtes zu entnehmen.

plastisches Material wie auch als Excret, auch können diese verschiedenen Gerbstoffe gleichzeitig in der Pflanze sich finden[1].

Wenn darnach gelegentlich die Gerbsäure verarbeitet wird, welche, beiläufig bemerkt, ein besonders günstiger Nährstoff für Pilze nicht ist[2], so dürften derselben doch noch andere unerkannte Funktionen in der Pflanze zufallen. Denn so erhebliche Mengen von Gerbsäure, wie sie in vielen Pflanzen sich finden, mögen doch wohl eher einem auf die Bildung jener abzielenden Stoffwechsel entstammen, als nur beiläufige und ferner nutzlose Nebenprodukte sein[3]. Ob es vielleicht eine Bedeutung für den Stoffwechsel hat, dass in den Pflanzen die Gerbstoffe wohl immer als leicht zerlegbare Glycoside vorkommen, lässt sich nicht beurtheilen, eine Spaltung in Gallussäure und Glycose, wie sie nach Müntz[4] die Gallusgerbsäure durch Schimmelpilze erfährt, scheint innerhalb des Organismus eine Rolle nicht zu spielen, da Gallussäure in Pflanzen nicht verbreitet sein soll. Eine Entstehung von Farbstoffen aus Gerbsäure ist in keinem Falle wirklich sichergestellt, in manchen Fällen aber sicher nicht zutreffend[5].

Bemerkenswerth ist, dass in lebenden Zellen Gerbsäurelösungen vielfach tropfenförmige Gebilde vorstellen, die durch eine Niederschlagsmembran von dem übrigen Zellinhalt separirt sind[6]. Mit dem Tode der Zellen wird dann die Gerbsäure in der Zellwand und, wo Plasmareste bleiben, wohl sicher auch in diesen aufgespeichert[7]. In diesen todten Elementarorganen mag aber die Gerbsäure immerhin unter dem Einfluss von Sauerstoff noch weitere Veränderungen erfahren, die möglicherweise auch zur Bildung harzartiger Produkte führen.

Glycoside.

Von anderen Glycosiden ist keines so verbreitet im Pflanzenreich wie die Gerbsäure, indem die meisten nur in gewissen Pflanzen vorkommen. Zudem finden sich diese Glycoside zumeist nur in geringer Menge vor, doch können manche, wie u. a. Berberin, Glycirrhizin, Hesperidin, sich in bestimmten Pflanzen oder Pflanzentheilen in grösseren Quantitäten ansammeln. Welche Rolle die Glycoside im Stoffwechsel oder in anderen physiologischen Funktionen spielen, ist unbekannt. Das Hesperidin der Apfelsinen scheint eine weitere Verarbeitung nicht zu erfahren[8], und so mag es wohl mit den meisten Glycosiden bestellt sein. Dagegen wird das myronsaure Kali beim Keimen des Senfsamens unter Bildung von Senföl gespalten[9], und die Folge einer Spaltung mag es wohl auch sein, wenn, wie Neubauer fand, in jungen Rebenblättern Quercitrin, in älteren

1) Vgl. auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, 2. Aufl., p. 492. — Wagner (Journal f. prakt. Chem. 1866, Bd. 99, p. 294) sucht eine physiologische und eine pathologische Gerbsäure zu unterscheiden.

2) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 339.

3) Vielleicht tritt bei Zersetzung von Proteinstoffen der in diesen enthaltene Benzolkern in Gerbsäure, Phloroglucin, Brenzkatechin u. s. w. in der Pflanze auf.

4) Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 956.

5) Vgl. Wigand, l. c., und Schell, l. c.; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, p. 492.

6) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, p. 491; Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 12.

7) Wigand, Bot. Ztg. 1862, p. 121; vgl. auch Müntz, l. c.

8) Pfeffer, Bot. Ztg. 1874, p. 481.

9) Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 11.

daneben Quercitin sich einfand. Ob Zerlegungen in lebendigen Zellen ausgedehnter vorkommen, ist noch unbekannt, auch muss es dahin gestellt bleiben, ob die schon in frischen Wurzeln von Manihot utilissima angeblich fertig gebildete Blausäure [1]) aus Amygdalin [2]) entstammt.

Dass übrigens in der lebenden Zelle vielfach die Spaltungen nicht eintreten, welche mit dem Tode zur Geltung kommen, lehren u. a. Isatis tinctoria und die Krappwurzel, deren farblose Glycoside Indican, resp. Ruberythrinsäure, mit der Zersetzung Indigo, resp. Alizarin liefern, die durch ihre Farbe sich bemerklich machen. Die Vermuthung Rochleder's [3]), es möchten allgemein in der Pflanze die Kohlehydrate aus Glycosiden durch Spaltung hervorgehen, wird durch die Thatsachen in keiner Weise gestützt, muss vielmehr als eine in solcher Allgemeinheit nicht zutreffende Hypothese zurückgewiesen werden.

Wie es kommt, dass z. B. in Mandeln oder Senfsamen die Fermente Emulsin, resp. Myrosin, ohne Wirkung auf Amygdalin, resp. myronsaures Kali bleiben, ist noch nicht aufgeklärt. Thomé's [4]) Annahme, das Amygdalin sei in den parenchymatischen Zellen der Samenlappen, das Emulsin in Gefässbündelelementen enthalten, dürfte wohl nicht zutreffen. Wenn eine räumliche Trennung maassgebend ist, möchte vielleicht das Amygdalin im Zellsaft, das Emulsin im Protoplasma zu suchen sein.

Pektinstoffe.

Obgleich diese Stoffe vielleicht in keiner Pflanze fehlen, so ist doch sowohl ihre Entstehung, als auch ihre Bedeutung im Organismus ganz unaufgeklärt. Aus einer Metamorphose der Zellhaut haben zwar Fremy [5]), Kabsch [6]), Vogl [7]), Wiesner [8]) den Ursprung der Pektinstoffe ganz oder theilweise abzuleiten gesucht, doch ist eine solche Annahme ebensowenig erwiesen, wie die Ansicht Payen's [9]), es sei eine Pektinverbindung in der Zellhaut vorhanden. Die Beobachtungen an reifen Früchten lehren vielmehr, wie Nägeli und Schwendener [10]) zeigten, dass in diesen die Pektinstoffe jedenfalls nicht einer Umwandlung von Zellhaut entstammen. Die auf chemische Operationen gestützten Auffassungen Fremy's hinsichtlich des genetischen Zusammenhangs der Pektinstoffe stehen auf zu schwachen Füssen, um sie hier zu reproduciren. Nach einer Beobachtung Chodnew's [1]) würden die Pektinstoffe als plastisches Material in Betracht kommen, da deren Vorrath in Birnen unter Zunahme von Zucker auf ein sehr geringes Maass zurückgegangen sein soll.

---

1) Rochleder, Phytochemie 1854, p. 45; Flückiger, Pharmakognosie 1867, p. 673.

2) Eine bestimmte physiologische Funktion des Amygdalins wird durch die Beobachtungen von Wicke (Annal. d. Chem. u. Pharm. 1851, Bd. 79, p. 79, u. 1852, Bd. 81, p. 241) und Portes (Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 1401) nicht gekennzeichnet.

3) L. c., p. 328. 4) Bot. Ztg. 1865, p. 240.

5) Annal. d. chim. et de phys. 1848, III sér., Bd. 24, p. 9.

6) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 368.

7) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1863, Bd. 48, p. 689.

8) Ebenda, 1865, Bd. 50, 2. Abth., p. 442.

9) Mémoir. prés. p. div. savants 1846, Bd. 9, p. 150.

10) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 507.

11) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1844, Bd. 51, p. 392.

Anderweitige Pflanzenstoffe.

Harze und ätherische Oele scheinen im Allgemeinen Stoffe zu sein, die, einmal gebildet, in den Stoffwechsel nicht mehr gezogen werden, es sei denn, dass in Milchsäften (§ 63) auch diese Körper plastisch verwendbares Material vorstellen. Der Ursprung dieser Körper führt sich hier und da auf Metamorphose von Zellwänden, ausserdem und wohl zumeist auf andere Stoffwechselprocesse zurück[1]. Nach dem Tode der Zellen, überhaupt ausserhalb des lebendigen Organismus, erfahren dann die gebildeten Körper nicht selten Veränderungen, insbesondere Oxydationen, die z. B. aus ätherischen Oelen harzartige Körper, aus dem im Kampherbaum vorkommenden Oel Kampher bilden[2]. — Auch Wachsarten scheinen, soweit sie wenigstens in Zellhäuten vorkommen, dem Stoffwechsel entzogen zu sein. Ueber die Bedeutung des anscheinend im Pflanzenreich ziemlich verbreiteten, öfters mit Fetten verwechselten Cholesterin's[3] ist nichts bekannt.

Ueber die Bedeutung der Alkaloide im Stoffwechsel der Pflanzen lässt sich gar nichts sagen. Nach den vielfachen Bestimmungen des Solanins in Kartoffeln scheint dieser Körper in den aus Knollen entwickelten Trieben zuzunehmen und vielleicht späterhin in der Pflanze sich zu vermindern[4]. Nach verschiedenen Erfahrungen, so bei der Cultur der Cinchona-Arten, dürfte nach äusseren Einflüssen die Quantität der sich bildenden Alkaloide gewissen Schwankungen unterliegen. Ob es dabei bis zum gänzlichen Fehlen eines Alkaloides kommen kann, muss dahingestellt bleiben, denn die Angabe, der Schierling enthalte in Schottland kein Coniin[5], ist wohl der Prüfung bedürftig.

Farbstoffe. Mit Uebergehung anderer Körper, von denen eben nicht mehr als ihr Vorkommen in der Pflanze bekannt ist, sollen hier nur noch einige Bemerkungen über Körper gegeben werden, welche auffallen, indem sie Pflanzentheile färben. Sehen wir ab von dem Chlorophyll, einem Bestandtheil des physiologisch wichtigen Chlorophyllapparates, so sind für andere Farbstoffe keine bestimmten Beziehungen zum Stoffwechsel der Pflanze bekannt[6]. Nicht wenige Farbstoffe können wir aber als nicht unbedingt nothwendige Produkte bezeichnen, da nicht selten an Pflanzen, insbesondere an Blüthen, der Species normalerweise eigenthümliche Färbungen ohne Nachtheil fehlen oder abweichende Färbungen sich einstellen.

Auf die morphologischen Verhältnisse des Vorkommens und der Bildung

1) Das Bekannte findet sich im Wesentlichen in de Bary's Anatomie 1877, p. 72, 152, etc. [illegible] — Zu erforschen bleibt auch noch, ob und durch welche Verhältnisse der ja zum guten Theil von ätherischen Oelen herrührende Geruch in Folge von Beleuchtung gesteigert wird, wie das für manche Pflanzen angegeben ist. Lit.: Treviranus, Physiolog. Bd. I, p. 98; de Candolle, Physiolog. Bd. II, p. 764; Sullivan, Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV sér., Bd. [illegible], p. [illegible]

2) Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1873, p. 235.

3) Vgl. Hoppe-Seyler, Physiol. Chem. 1877, p. 81.

4) Vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 243.

5) [illegible]hleder, Phytochemie 1854, p. 344.

6) [illegible] Spekulationen von C. Kraus (Flora 1873, p. 316, u. 1875, p. 489) fehlt der Boden der Thatsachen.

der Farbstoffe gehen wir hier nicht ein[1]). Bekanntlich sind die Farbstoffe theilweise gelöst und finden sich dann fast immer im Zellsaft oder, so namentlich im Protoplasma, an Farbstoffkörper gebunden, oder der Zellhaut eingelagert. In letzterem Falle nimmt die Haut der Regel nach erst mit dem Tode der Zelle eine Färbung an, indem die präformirten Farbstoffe oder farbstoffbildende Körper (Chromogene), welche zuvor in der Zelle gelöst waren, in der Wandung aufgespeichert werden. Farbstoffkörper sind in bestimmten Fällen Degradationsprodukte der Chlorophyllkörper, für andere Farbstoffkörper, ebenso für die gelösten Farbstoffe, lassen sich die den Farbstoff liefernden Metamorphosen nicht näher kennzeichnen. Dass der vermeintliche genetische Zusammenhang mit Gerbstoff keineswegs erwiesen ist, wurde schon früher bemerkt.

Auf die Ausbildung mancher Farbstoffe haben äussere Verhältnisse einen mehr oder weniger weitgehenden Einfluss. Zwar nehmen im Dunklen, wie namentlich durch Sachs[2]) und Askenasy[3]) festgestellt wurde, viele Blüthen (soweit es sich nicht um Chlorophyllfärbung handelt) ihre normale Färbung an, wie Tulipa Gesneriana, Scilla campanulata, Pulmonaria officinalis. Dieses trifft indess nach Askenasy's Erfahrungen nicht allgemein zu, denn z. B. blaublühende Hyacinthen, ebenso Antirrhinum majus zeigten viel blassere Blüthen, wenn sie bei Lichtabschluss erzogen waren, und die dunkelvioletten Blüthen von Prunella grandiflora fielen bis auf einen schwach blauen Fleck an der Basis der Oberlippe weiss aus. Da Askenasy, als er abgeschnittene, in Wasser gestellte Blüthenstände von Antirrhinum im Licht hielt, ein zunehmendes Abblassen der sich allmählich entfaltenden Blüthen fand, so dürfte wohl ein Nährstoffmangel hier die indirekte Ursache der geringeren Farbstoffausbildung im Dunklen sein.

In anderen Fällen muss aber Licht in anderer, wenn auch in noch so indirekter Weise in denjenigen Stoffwechsel eingreifen, welchem Farbstoffe entspringen. Denn von einem Nährstoffmangel kann nicht die Rede sein bei Pfirsichen, Birnen und andern Früchten, deren besonnte Seite rothe Backen ausbildet[4]), die indess, wie Senebier fand, da nicht entstehen, wo die Sonnenwirkung durch Staniolstreifen abgehalten wird. Ein schönes Beispiel für Ausbildung eines rothen Farbstoffes durch Beleuchtung ist Azolla caroliniana, die ich selbst in starkem, diffusem Licht eine grüne Farbe bewahren sah, während an sonnigen Standorten eine braunrothe Färbung eintrat. Auch die von Weretennikow bemerkte, von Schell[5]) bestätigte Röthung der etiolirten Keimlinge einiger Pflanzen mag ein hierher zählendes Beispiel vorstellen. Weiter hat Mohl an Cactus, Aloe und an verschiedenen anderen Pflanzen eine rothe Färbung durch Beleuchtung constatirt. In diesen Fällen wird offenbar erst durch eine Beleuchtung von hoher Intensität Farbstoffbildung eingeleitet, doch besteht deshalb kein durchgreifender Unterschied gegenüber den Blättern zahlreicher Pflanzen, welche im Herbst eine rothe Färbung annehmen und theilweise hierzu der Beleuchtung bedürfen. Hier treten eben im Herbste in der Pflanze die Dispositionen ein,

---

1) Vgl. Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 59, u. Die Farben der Blüthen 1879, p. 42; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, 2. Aufl., p. 494.

2) Bot. Ztg. 1863, Beilage, u. 1865, p. 117. 3) Ebenda 1876, p. 1.

4) Senebier, Physik.-chem. Abhandlg. 1785, III. Thl., p. 71; Askenasy, Bot. Ztg. 1875 p. 498.

5) Botan. Jahresber. 1876, p. 717.

aktion kann mehr oder weniger von anderen Organen abhängig sein, welche die Produkte verwenden, oder die Gesammtheit der zu einer Stoffmetamorphose nöthigen Bedingungen wird erst durch einen von anderen Theilen des Pflanzenkörpers kommenden Anstoss geschaffen. Die eine wie die andere Wirkung ist mannigfacher Variationen fähig und vielfache und oft sicher sehr verwickelte Combinationen beider Wirkungen ziehen sich gewiss durch viele Stoffmetamorphosen.

Ohne in die einzelnen bedingenden Ursachen einen bestimmten Einblick zu haben, kann doch schon die Vereinigung von Stoffmetamorphosen und Stofftransport ein Bild bieten, das die mannigfachsten Wechselwirkungen ahnen lässt. Man denke etwa an das Schicksal eines Stärkekorns, das fern von seinem Produktionsorte im Samen als Oel magazinirt wird, dann als Glycose aus den Samenlappen wandert und in der Wurzelspitze zur Synthese von Proteinstoffen dienen mag. Aber nicht nur bei so weitgehender räumlicher und zeitlicher Trennung, sondern auch bei schnell und ohne auffällige Translocation sich abspielenden Prozessen kann eine Kette von Metamorphosen und Wechselwirkung in Betracht kommen. Ja selbst innerhalb der einzelnen Zelle sind Protoplasma und Zellsaft getrennte, aber in Austausch stehende Gebilde, deren Wechselwirkung wohl zweifellos öfters für Stoffverwandlungen in Betracht kommt. Aus einfachem Ursprung wird aber ferner eine verzweigte Kette von Metamorphosen hervorgehen können, etwa indem aus einem Stoffe zwei Produkte entspringen, die unabhängig von einander, vielleicht auch räumlich getrennt verschiedene Umwandlungen erfahren oder bewirken, möglicherweise auch wieder bei einer wechselseitigen Beeinflussung anderer Organe auf einander wirken.

Da die Stoffumwandlungen sich als Resultate aus den unter bestimmten Bedingungen vollzogenen materiellen Wechselwirkungen ergeben, so muss auch der Verlauf eines Prozesses in der lebendigen Zelle immer in etwas von der Natur eines zugeführten und in den Stoffwechsel gezogenen Körpers abhängen, und selbst dann besteht diese Forderung zu Rechte, wenn das endliche Hauptprodukt bei Verarbeitung verschiedenen Materiales gleichartig ausfallen sollte. Deshalb ist aber auch mit der Einführung eines Körpers, der mit seinen spezifischen Affinitäten in den Stoffwechsel eingreift, immer eine Beeinflussung dieses von Aussen gegeben, und in diesem Sinne kommt eine Wechselwirkung überall da in Betracht, wo ein Elementarorgan einem anderen Material zur Verarbeitung liefert. Wie schon durch Zufuhr einer geringen Stoffmenge die Bedingungen für auffällige Vorgänge geschaffen werden können, lehren u. a. durch ganz wenig Eisen ergrünende, bleichsüchtige Zellen. Ferner vermag der Zutritt von ein wenig Ferment grosse Stoffmengen umzuwandeln. Dass gewisse Zellen Fermente nach Aussen secerniren, zeigen niedere Pilze und fleischverdauende Phanerogamen, dass auch von einer Zelle in die andere Fermente übertreten, ist für gewisse Keimpflanzen bekannt, deren Endosperm ausgenutzt wird, indem augenscheinlich in dasselbe von den Samenlappen aus fermentartige Körper eindringen (§ 66). Wie weit nun innerhalb der Pflanze in lebendigen Zellen durch Zufuhr von Fermenten aus anderen Elementarorganen Stoffmetamorphosen eingeleitet werden, ist allerdings noch fraglich. Denn wenn auch Fermentwirkungen ausser Zweifel sind, so lassen doch die bisherigen Forschungen

nicht ersehen, ob die Fermente an dem Orte ihrer Wirksamkeit entstanden, oder ob sie zugeführt wurden. Jedenfalls ist aber mit der Entstehung der Fermente im Stoffwechsel in auffälliger Weise demonstrirt, wie mit der Bildung eines Körpers zugleich eine Ursache für anderweitige besondere und ausgiebige Umwandlungen gewonnen wird. Uebrigens ist dieses nur ein spezieller Fall davon, dass in bestimmten Phasen der Entwicklung die spezifischen Eigenheiten des Organismus sich ausbilden.

Ist irgend eine Bedingung nicht realisirt, so unterbleibt auch der mit Herstellung jener eintretende Stoffumsatz. Um hier bei den Fermenten zu bleiben, sei daran erinnert, dass Pepsin nur in saurer Lösung wirkt, und so die Kannenflüssigkeit von Nepenthes erst peptonisirende Eigenschaften erlangt, nachdem gewisse Reize die Secretion von Säure erzielten (§ 47). Ob gerade auf solche Weise in Zellen der Pflanze Reaktionsbedingungen hergestellt werden, ist nicht ermittelt, doch hat die oft alkalische, resp. saure Beschaffenheit des Protoplasmas, resp. Zellsaftes gewiss für die Stoffmetamorphosen in der Zelle Bedeutung, und bekannt ist auch, dass in manchen Fällen die saure Reaktion des Zellsaftes mit der Entwicklung der Organe einer neutralen oder alkalischen Reaktion Platz macht. Ein auffälliges Beispiel, dass eine materielle Einwirkung die Fortentwicklung und damit auch den damit Hand in Hand gehenden Stoffumsatz anregt, bieten die Befruchtungsvorgänge, in welchen ja in der Eizelle erst mit dem Eindringen der Samenfäden oder, bei Befruchtung mittelst Pollenschlauch, gleichfalls erst nach Uebertritt eines befruchtenden Stoffes, die Bedingungen für weitere Entwicklung geschaffen werden.

Es bedarf aber nicht immer des Eintritts materieller Theile, um durch von Aussen kommende Wirkungen in einer Zelle Bewegungszustände hervorzurufen, die zu bestimmten Vorgängen, auch stofflichen Umwandlungen führen. In zweifelloser Weise geschieht dieses ja in den bekanntlich mannigfachen Effekten, welche durch Licht oder Wärme erzielt werden, auch bei der Reizung von Mimosa pudica wird der Erfolg nur durch eine auslösende Erschütterung erzielt. Fehlen nun auch sichere Anhaltspunkte, so kann es doch auch nicht unwahrscheinlich dünken, dass ohne materiellen Austausch durch die Thätigkeit einer Zelle auf eine angrenzende Zelle Bewegungszustände übertragen werden, welche zu Reaktionen Veranlassung geben, und dass solche Vermittlungen vielleicht noch ausgedehnter zwischen Protoplasma und differenzirten Gebilden, wie Zellkern und Zellsaft stattfinden. Bei Besprechung der Gährungsvorgänge werden wir noch hören, wie Nägeli wahrscheinlich zu machen sucht, dass die innerhalb der Sprosspilze oder Spaltpilze erzielten Bewegungszustände auch nach Aussen sich fortpflanzen und entsprechende Zersetzungen in der nächsten Umgebung der Zellen eines Fermentorganismus erregen.

Wechselwirkungen derart, dass die Fortführung von Metamorphosen von dem Stoffwechsel in anderen Gliedern der Zelle oder des ganzen Organismus abhängig ist, spielen in der Pflanze offenbar eine sehr ausgedehnte Rolle. Zumeist reicht unsere Einsicht nicht aus, um in gegebenen Fällen die bestimmenden Faktoren durchschauen zu können. Im Allgemeinen wird zu beachten sein, dass schon der Consum von Stoffen, indem er die Anhäufung von Reaktionsprodukten hindert, die Fortführung eines Prozesses veranlassen kann, der schon ohne äusseren Anstoss in Zellen angestrebt wird, oder es kann auch sein, dass

es, um in Zellen die Bedingungen für eine Reaktion zu schaffen, eines besonderen Anstosses bedarf, der von den consumirenden oder auch von anderen, mit diesen in Wechselwirkung stehenden Organen ausgehen und von der Thätigkeit solcher Organe abhängig sein mag.

Eine Hemmung des Stoffumsatzes mit der Anhäufung der Produkte — also umgekehrt auch die Nothwendigkeit, die Produkte zu entfernen, um einen dauernden Umsatz zu ermöglichen — lehren schlagend die Gährung erregenden Pilze kennen. Mit der Zunahme des Alkohols, resp. der Milchsäure, verlangsamt sich die durch Sprosspilze, resp. gewisse Spaltpilze erzeugte Gährung, um endlich zu erlöschen, nachdem in der Gährflüssigkeit ein gewisser Gehalt an Alkohol, resp. Säure erreicht ist. Eine von der Ansammlung der Produkte abhängige Ausgiebigkeit von Umsetzungen ist in chemischen Prozessen vielfach bekannt und schon vor langen Jahren sprach Berthollet allgemein aus, es dürfte eine jede partielle Reaktion mit Entfernung der Produkte zu einer endlich totalen Zersetzung führen[1]. In der Pflanze mögen solche durch die Produkte gehemmte Reaktionen sehr ausgedehnt in Betracht kommen, um so mehr als ein solches Verhältniss zugleich eine Ursache der Selbstregulation des Stoffwechsels und damit der von diesem abhängigen anderweitigen Vorgänge einschliesst. Nur geben natürlich die einfachen Beziehungen einer chemischen Wechselwirkung nicht einen ausreichenden Maassstab für die Erfolge im Organismus ab, dessen innere Zustände, und damit die von diesen abhängigen Vorgänge, in einer für jedes Objekt spezifischen Weise durch äussere Eingriffe, also auch durch sich ansammelnde Produkte, modificirt werden. Vermögen doch schon geringe Mengen von Chloroform und antiseptischen Mitteln, welche gewöhnliche Prozesse nicht aufheben, stoffumwandelnde Aktionen des Organismus zu hemmen, wie insbesondere die Sistirung der durch Spross- oder Spaltpilze veranlassten Gährthätigkeit lehrt.

Ferner kommt auch die Qualität und die Menge löslicher Produkte durch die osmotischen Leistungen für Aktionen des Organismus in Betracht, die, wenn sie auch zunächst nicht Stoffmetamorphosen sein sollten, doch auf diese eine Rückwirkung geltend machen können. Die diosmotischen Eigenschaften im Organismus bieten überhaupt besondere, auch für Stoffmetamorphosen wichtige Verhältnisse dar, indem sie Stoffe räumlich getrennt halten oder auch räumliche Trennung löslicher Körper herbeiführen. Wird so ein Produkt entfernt, welches mit der Anhäufung hemmend wirkt, so muss auf diesem Wege eine an sich nur partielle Reaktion zu einer gänzlichen Zersetzung führen können, ohne dass unlösliche Produkte entstehen. Die nöthigen Bedingungen sind immer erreicht, sobald eine genügende Entfernung der diosmirenden Stoffe erzielt wird, sei es nun, dass dieselben als solche sich in anderen Zellen ansammeln, oder dass sie irgendwie verarbeitet werden.

Beispiele, dass der Consum von Produkten für die Fortdauer von Stoffmetamorphosen wenigstens ein wesentlich mitwirkender Faktor ist, gewähren vielfach Wachsthumsvorgänge, die auf Kosten von Reservestoffen sich abspielen und zugleich die Fortdauer derjenigen Stoffwechselprozesse bedingen, welche die abgelagerten Reservestoffe zum Zwecke der Translocation erfahren. Diese

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 163.

grössten Theile, wenn die pla
Fortwanderung zeigt sich el
Organen. Dieser genetis
die bei Gelegenheit
Beispiel, wie jederzeit Metam
nur ein Consum dieser du
die Bäume hingewiesen, deren
Stamm und Wurzel geruht hal
zur Verwendung kommen, we
von Knospen veranlasst wi
in ein Warmhaus das A
dieses in dem in der Kälte
welche nöthig sind, um Stärke o

Wechselwirkungen muss freilich der c
werden. Schwerlich wird b
Prozessen veranlassen, die in d
deren Fortdauer al
Vielmehr dür
Instanz zurüc
erst ganz od
die Metamorphose des Reservemat
z. B. n
aussaugend
angel
Pflanze d

ungen
her
Mimos
gereizte Zelle andere
werden wir auch die Drüsenhaar
haben, in denen von der gereizte
und eiweissartiger Stoffe höchst auffallend
ihren Uebertritt von Reaktionsproduk
veranschaulichen diese Beispiele Uebermitt
und Reaktionen bis zu immerhin entfernt ge
Uebermittlung muss auch in der Wechselwirkun
bei Entstehung von Pfropfhybriden thätig sein
des Stoffwechsels zeigt es ja jedenfalls an, wen
Abutilon Thompsoni die der Impfstelle benachbarte
grünen Blätter, wie der Impfling, gescheckte Blätter bilden[1]
Betrachtungen reichen wenigstens aus, um die hohe Be
verschiedenartigster Wechselwirkungen für Stoffwechsel und desse
zu kennzeichnen. Wird aber eine Stoffumwandlung durch eine Reih

1) Lindemuth, Vegetative Bastarderzeugung. Separatabz. aus Landwirthschaftl. Jahrb
Die Literatur und andere Beispiele sind hier citirt.

von Aktionen erreicht, so kann natürlich nicht an die Isolirung irgend eines einzelnen Körpers gedacht werden, der, noch dazu unter anderen Bedingungen, ausserhalb des Organismus die in diesem beobachteten Stoffumwandlungen vermitteln müsste. Allerdings dienen zur Erzielung von Stoffmetamorphosen gewisse im Organismus producirte Fermente, doch dürften diese wohl nur da von wesentlicher Bedeutung sein, wo es sich um Aktionen ausserhalb des Protoplasmas handelt. Im Protoplasma muss eine umsetzende Thätigkeit durch isolirbare Fermente um so weniger erforderlich scheinen, als ja doch zur Erzeugung der Fermente die besonderen Molekularkräfte des Protoplasmas in Anspruch genommen werden müssen. Dagegen sind Fermente allerdings bedeutungsvoll, um ausserhalb oder auch innerhalb des Protoplasmas Körper in Verbindungen überzuführen, die zwischen die Micellen des Protoplasmas eindringen und so den Molekularkräften in diesem zugänglich werden.

Ferment und Fermentorganismen. Nennen wir Fermente solche Stoffe, die eine verhältnissmässig grosse Menge eines andern Körpers umzuwandeln, also eine Umsetzung nach nicht äquivalenten Verhältnissen zu bewirken vermögen, so können wir als Fermentorganismen lebendige Zellen bezeichnen, wenn durch sie eine Metamorphose von verhältnissmässig grossen Stoffmengen vermittelt wird. Dieses tritt uns insbesondere in den Gährder Hefewirkungen der Spross- und Spaltpilze entgegen, für die auch speziell die Bezeichnung »Fermentorganismen« reservirt sein mag, obgleich auch andere Pflanzen in ihrem Gewebeverband Zellen aufzuweisen haben, welche eine ausgedehnte Stoffverwandlung bewerkstelligen. Können auch isolirbare Fermente in der Gesammtwirkung der Fermentorganismen eine Rolle mitspielen, so sind doch die eigentlichen Gährungsvorgänge, von denen im Kap. Athmung weiter zu sprechen ist, von dem Leben untrennbar, und nach Obigem kann die Existenz eines isolirbaren Fermentes in keiner Weise als ein nothwendiges Postulat hingestellt werden[1]. Die Fermentorganismen, auch organisirte oder geformte Fermente genannt, unterscheiden sich also von den Fermenten, die auch als unorganisirte oder ungeformte oder chemische Fermente bezeichnet werden, dadurch, dass jene lebendige Organismen, dagegen letztere isolirbare chemische Individuen sind. Die Aktion durch Fermentorganismen soll Gähr- oder Hefewirkung, die Umsetzung durch Ferment Fermentwirkung genannt werden[2].

Das über die bedeutungsvoll in den Stoffwechsel eingreifenden Fermente Bekannte wurde bereits mitgetheilt (§ 47, 56, 59). Ferner ist u. a. noch die Existenz von Fermenten bekannt, welche die Zerspaltung von Glycosiden, wie Amygdalin, Salicin, Phlorizin u. a., verursachen. Während augenscheinlich dasselbe Ferment verschiedene Glycoside zerspaltet[3], ist es noch fraglich, ob einem Fermente gleichzeitig die Fähigkeit zukommt, Eiweisskörper zu peptonisiren, Stärke zu verwandeln und Rohrzucker zu invertiren. Nach den anderen Orts mitgetheilten Erfahrungen sind diastatische Fermente in bestimmten Fällen nur im Stande, auf Stärke zu wirken, doch kann solches deshalb nicht als allgemeine Eigenschaft angesprochen werden, da Diastase, Pepsin u. s. w. nur Gattungsbegriffe sind. Das Gegentheil folgt aber freilich nicht daraus, dass gewisse Präparate zugleich diastatische und peptonisirende Wirkung zeigten[4], da die Darstellungsmethoden die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass ungleichwerthige Fermente gemengt erhalten wurden.

Die Fermente scheinen sämmtlich den Proteinstoffen zuzugehören oder mindestens sehr nahe zu stehen. Die durch die isolirten Fermente erzielbaren Aktionen dürften wohl sämmtlich hydrolytische Spaltungen sein (§ 56). In wie weit die Fortdauer der Fermentwirkung

1) Wie das u. a. von Liebig und auch von Hoppe-Seyler (Physiol. Chem. 1877, p. 115) geschah.

2) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 11; Pfeffer, Wesen d. Athmung, in Landwirthschaft. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 812.

3) Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 248. Vgl. auch Krauch, Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 99.

4) Gorup-Besanez, Bericht d. chem. Gesellsch. 1875, Bd. 8, p. 1510.

durch Anhäufung der Zersetzungsprodukte gehemmt wird, ist noch nicht genug bekannt. In wässeriger Lösung werden die bekannten Fermente bei Erwärmung auf 75—80° C. sämmtlich unwirksam. Die Fermentwirkung wird aber durch viele Stoffe nicht oder nur wenig beeinflusst, welche, wie Chloroform, Thymol, Senföl u. a., die Gährthätigkeit leicht hemmen, soweit dieselbe von der Lebensthätigkeit des Organismus direkt abhängig ist[1]. Dagegen dauern unter der Einwirkung solcher Agentien diejenigen Umsetzungen fort, welche, wie Inversion des Rohrzuckers und diastatische Wirkungen der Spaltpilze, durch producirte Fermente verursacht werden.

Durch welche Molekularwirkungen ein Ferment, während es sich selbst erhält, die chemische Verwandlung zu Stande bringt, braucht hier nicht diskutirt zu werden. Die in physiologischer Hinsicht verwendbaren Thatsachen bleiben ja dieselben, gleichviel, ob ein dauerndes Spiel von Bindung und Entbindung thätig ist, wie das für die Wirkung der Schwefelsäure in dem Prozess der Aetherbildung angenommen wird, oder ob die Fermente nicht selbst in Verbindung treten, aber durch die Bewegungszustände ihrer Moleküle und die von ihnen ausgehenden Anziehungen auf bestimmte Atomgruppen eines oder einiger Körper wirksam sind[2].

Umsetzungen und Reaktion im Zellsaft. Vom Protoplasma, als dem lebendigen Organismus, sind allerdings die Stoffmetamorphosen in letzter Instanz abhängig, doch vollziehen sich ausserhalb jenes nicht wenige Reaktionen. Was Fermente ausserhalb des Organismus vollbringen, vermögen sie natürlich auch im Zellsaft zu leisten, in welchem ausserdem noch Prozesse anderer Art vor sich gehen, zu welchen die Eigenschaften des Zellsaftes und seine Wechselwirkungen mit dem Protoplasma befähigen. Es ist bisher zu wenig beachtet worden, welche Reaktionen im Zellsaft sich vollziehen können. Sehen wir hier von den Wirkungen ab, welche durch in Pflanzen vorkommende Fermente ausgeführt werden, so bedarf es jedenfalls irgend einer, wenn auch noch so leichten Umwandlung, um die im Zellsaft gelösten Farbstoffe zu bilden, da diese im Protoplasma nicht vorkommen. Ferner vollzieht sich in Folge von Reizung eine Ausscheidung von eiweissartigen Stoffen im Zellsaft der Drüsenhaare von Drosera[3]. Dann entstehen und wachsen Stärkekörner im Zellsaft des sich ausbildenden Embryos von Phaseolus vulgaris[4], und im Endosperm des reifenden Samens von Paeonia geht in dem allerdings an Proteinstoffen sehr reichen Zellsaft aus gebildeter Stärke fettes Oel hervor, ohne dass ein Grund vorhanden wäre, die Oelbildung in das Protoplasma zu legen[5], wie denn auch fettes Oel im Zellsaft bei der Bildung der Oelkörper der Lebermoose zu entstehen scheint[6].

Mit Uebergehen anderer Beispiele, welche die Realität gewisser Stoffmetamorphosen im Zellsaft wahrscheinlich machen könnten, sei hier noch hervorgehoben, dass durch die besondere Zusammensetzung der Lösung und durch die Beziehungen zum Protoplasma im Zellsaft offenbar andere Verhältnisse, als in einer beliebigen Lösung geboten sind. So nur ist es verständlich, dass Inulin und Hesperidin[7] im Zellsaft in reichlicher Menge gelöst

---

1) Zahlreiche Angaben, auch über Fermentwirkung hemmende Stoffe, u. a. Schützenberger, l. c., p. 245; Müntz, Annal. d. chim. et d. phys. 1875, V sér., Bd. 5, p. 428; Müntz u. Schlösing, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 301; Krauch, Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 85; Kjeldahl, Chem. Centralblatt 1880, p. 74; Wernitz, Botan. Centralblatt 1880, p. 973.

2) Vgl. auch Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 26.

3) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 196.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 515.

5) Pfeffer, l. c., p. 507. 6) Pfeffer, Flora 1874, p. 33.

7) Vgl. Pfeffer, Bot. Ztg. 1874, p. 529. — Auch bedarf es einer Erklärung, warum Asparagin sich nicht ausscheidet, wenn in der Zelle, wahrscheinlichst im Zellsaft, mehr gelöst ist, als das vorhandene Wasser ausserhalb der Zelle zu lösen vermag. Reicht auch der Gesammtwassergehalt asparaginreicher Lupinenkeimlinge aus zur Lösung (Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 850), so ist doch solches gewiss nicht in allen Zellen der Fall, da ja nicht wenige frei von Asparagin sind. Dennoch schied sich dieser Körper nicht aus, als ich den an Asparagin reichsten Zellen des hypocotylen Gliedes der Lupinenkeimlinge durch Contraction mittelst Zuckerlösung mehr als die Hälfte ihres Wassers entzog und nun 1/2 Tag lang bei 30° C. hielt. Diosmotisch wird hierbei kein Asparagin aus den lebendig bleibenden Zellen entfernt.

vorkommen, während beide in kaltem Wasser fast unlöslich sind und mit dem Tode der Zelle sich aus dem gewonnenen Safte ausscheiden. Zur Ermittelung der Eigenschaften des Zellsaftes können aber, unter Beachtung der Wechselbeziehungen zum Protoplasma, gleichsam als Reagens diese und mannigfache andere Verhältnisse benutzt werden, von denen ich hier nur noch in Kürze auf die Reaktion hinweisen will.

Ohne irgend einen Eingriff in das Leben machen zu müssen, geben gefärbte Zellsäfte unmittelbar Aufschluss über ihre Reaktion. Die rothe Farbe der rothen Rübe, der Rosenblüthe u. a. verräth die dauernd saure Beschaffenheit des Zellsaftes, welche überhaupt hiernach sehr verbreitet, jedoch keine ausnahmslose Regel ist. Denn u. a. in den blauen Blüthen der Boragineen besteht eine neutrale oder schwach alkalische Reaktion, nachdem zuvor der Zellsaft öfters eine entschieden saure Beschaffenheit hatte, wie die zuerst rothen, allmählich sich bläuenden Blüthen von Pulmonaria u. a. lehren, eine Farbenänderung, die man mit Spuren Ammoniak jeden Augenblick erzielen kann [1]. Das Protoplasma hat dagegen augenscheinlich oft eine schwach alkalische Reaktion, wie aus den Farbenänderungen zu entnehmen ist, welche neutrales Lakmuspapier erfährt, wenn es gegen frische Stengelquerschnitte gepresst wird [2]. Die Siebtheile reagiren zumeist alkalisch, die übrigen Gewebe gewöhnlich sauer, und wenn dieser Erfolg nun auch die aus Mischung von Zellsaft und Protoplasma resultirende Reaktion anzeigt, so ist doch immerhin auf eine alkalische Beschaffenheit der protoplasmatischen Massen in dem Siebtheil zu schliessen, während über die Reaktion des Protoplasmas in den übrigen Zellen nichts ausgesagt wird. Allerdings mag auch dieses neutrale oder alkalische Beschaffenheit wohl öfters haben, da Sachs für die in der Nähe des Vegetationspunktes befindlichen Gewebe zuweilen eine alkalische Reaktion fand, während im Allgemeinen, nach im Zellsaft gelösten Farbstoffen zu urtheilen, gerade in jugendlichen Zellen eine entschieden saure Reaktion im Zellsaft vorhanden zu sein scheint. Fand nun ferner Krukenberg [3] für das Plasmodium von Aethalium septicum stets eine neutrale oder alkalische Reaktion, so ist doch kein Grund vorhanden, eine solche Beschaffenheit für alle Protoplasmakörper zu fordern. Die von Sachs (l. c. p. 263) beobachtete schwach saure Reaktion des Milchsaftes von Papaver somniferum und Sonchus oleraceus lehrt wenigstens, dass eiweissartige Zellinhalte nicht alkalisch sein müssen, und nach Ritthausen ist Legumin ohnehin eine sauer reagirende Phosphorsäureverbindung eines Proteinstoffes.

Saure oder alkalische Beschaffenheit ist aber in mannigfacher Hinsicht bedeutungsvoll. Ich erinnere nur daran, dass Pepsin ohne Säure unwirksam ist, und in saurer Lösung Stoffe nebeneinander befindlich sein können, die als Niederschlag sich ausscheiden, sobald alkalische Reaktion eintritt. So sind denn auch nach Versuchen, die ich hier nicht weiter ausführen kann, im sauren Zellsaft der Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae Kalk, Magnesia und Phosphorsäure gelöst zu finden. Die Existenz von Calciumcarbonat in Plasmodien [4] und in Zellen einiger Pflanzen [5] ist natürlich mit einer sauren Beschaffenheit der Umgebung nicht vereinbar, dagegen schliessen die an kohlensaurem Kalk reichen Cystolithen von Ficus eine saure Reaktion des Protoplasmas noch nicht aus, da sie von diesem durch das diosmotisch maassgebende Hyaloplasmahäutchen getrennt sind. Anderseits muss das Protoplasma noch nicht nothwendig sauer sein, wenn Zellen der Drüsenhaare am Blatte von Drosera, Dionaea u. a. Säure nach Aussen secerniren. Beachtenswerth ist übrigens, dass der lebende Zustand, wenigstens gewisser Protoplasmakörper, durch freie Säuren leicht vernichtet wird.

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 140.

2) Sachs, Bot. Z'g. 1862, p. 257. — A. Vogel (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1879, p. 19) prüfte die Reaktion vieler Blüthen. — Payen's Angabe (Mém. prés. p. div. savants IX, p. 104), die blasenförmigen Haare von Mesembrianth. crystallinum hätten alkal. Reaktion, finde ich nicht bestätigt. Uebrigens hat Payen (Compt. rend. 1848, Bd. 27, p. 1) auf das Vorkommen sowohl saurer, wie alkalischer Pflanzensäfte hingewiesen.

3) Unters. d. physiol. Instituts in Heidelberg, Bd. II, p. 282.

4) De Bary, Morphologie u. Physiologie d. Pilze 1866, p. 305.

5) Unters. über d. Vorkommen d. kohlens. Kalkes 1877. — Leitgeb (Unters. über Lebermoose 1874, Heft I, p. 30) fand Calciumcarbonat in Zellen d. Stämmchens von Blasia pusilla.

Kapitel VII.

Stoffwanderung.

Wanderung organischer Nährstoffe.

§ 63. Die Nothwendigkeit ausgedehnter und mannigfacher Stoffwanderungen in der Pflanze ergibt sich ohne Weiteres aus der Thatsache, dass die Verbrauchsorte der Nährstoffe, sowie die Organe, in welchen diese producirt oder aufgenommen werden, sehr gewöhnlich räumlich getrennt, oft sogar sehr weit von einander entfernt liegen. Ein aus dem Boden aufgenommenes Stofftheilchen hat natürlich von der Wurzel bis zur Krone eines Baumes einen weiten Weg zurückzulegen, den in umgekehrter Richtung in den Blättern producirte Stärke zu durchlaufen hat, wenn sie der Wurzel als Nährmaterial zugeführt werden soll. Eine Fortbewegung der Nahrung ist ebenso in jedem aus dem Substrate sich erhebenden Pilzfaden unerlässlich, mag dieser eine Zellkette oder ein einzelliger Mucor sein. Ueberhaupt ist mit dem Stoffwechsel in jeder einzelnen Zelle auch eine Stoffbewegung in dieser unzertrennlich verknüpft.

Die wesentlichen Aufgaben, welche uns hinsichtlich des Stofftransportes in der Pflanze entgegentreten, sind bereits in einem früheren Kapitel (Kap. II) der Hauptsache nach gekennzeichnet. Hauptsächlich sind die Wanderungsbahnen und die Qualität der wandernden Stoffe zu ermitteln, sowie ferner die Ursachen, welche eine Fortbewegung ermöglichen oder reguliren. Damit tritt aber die Stoffbewegung in innigste Beziehung zu den Stoffumwandlungen, durch welche einmal ein dauernder Nachstrom veranlasst wird, und die häufig nöthig sind, um Körper in wanderungsfähige Form zu bringen. Im Vereine mit solchen Thätigkeiten entscheiden im Allgemeinen die Lage des Ausgangsortes und des endlichen Zieles, sowie die spezifischen Eigenschaften der Verbindungswege über die Bahnen, welche die wandernden Stoffe durchlaufen. Es bedarf nur der Anpassung an spezielle Verhältnisse, um mit den Prinzipien, welche wir hinsichtlich der Aufnahme und Ansammlung von Stoffen im Kap. II kennen lernten, auch die übrigen Stoffwanderungsvorgänge verständlich zu machen.

Da die Stoffbewegung natürlich dem Entwicklungsgange und den Lebensverhältnissen der ganzen Pflanze und ihrer einzelnen Organe angepasst sein muss, so machen sich entsprechende spezifische Eigenheiten jener geltend. Bald werden Reservestoffe aufgespeichert oder diese nach den Verbrauchsorten geschafft, welche gleichzeitig auch von Aussen zugeführte Stoffe erhalten können, aber nicht in allen Fällen erhalten müssen. Nebenbei bewegen sich von den stoffumwandelnden und einen Zustrom erfordernden Organen, wie von einem Abstossungscentrum, grössere oder geringere Mengen der Stoffwechselprodukte hinweg, unter denen mindestens die zur Entfernung bestimmte Kohlensäure in

keiner lebensthätigen Zelle fehlt. Dabei können sich, bei der durch Diffusion und Diosmose vermittelten Zuführung und Hinwegführung, verschiedene Körper in gerade entgegengesetzter Richtung, selbst in demselben Elementarorgan bewegen. Wie ferner mit dem Entwicklungsgang auch die Stoffbewegung modificirt wird, vermag die Betrachtung einer jeden Pflanze zu lehren.

Fassen wir z. B. ein aus Samen sich entwickelndes einjähriges phanerogamisches Gewächs ins Auge, so sehen wir zunächst Reservestoffe zu der wachsenden Wurzel, dann auch reichlich zu den sich entwickelnden Stämmchen und Blättern strömen. Schon in früheren Entwicklungsstadien werden, wenn sie geboten sind, Aschenbestandtheile (und Stickstoffverbindungen) von Aussen aufgenommen, und diese Aufnahme ist weiterhin, sowie auch die Sauerstoffzufuhr, eine unerlässliche Bedingung für die Fortentwicklung. Mit dieser beginnen endlich die Blätter aus Kohlensäure und Wasser Stärke zu produciren, welche zunächst wohl im Vereine mit Reservestoffen, späterhin allein das für verschiedene Zwecke nöthige plastische, organische Material liefert. Wachsthum und Neubildung von Wurzeln, Stengeln, Blättern u. s. w. treten aber allmählich zurück, während die Ausbildung der Frucht, also auch die Aufspeicherung von Reservestoffen im Samen, grössere Stoffmengen in Anspruch nehmen. Zuletzt findet im Wesentlichen nur eine den besagten Zwecken entsprechende Translocation des in der Pflanze vorhandenen Materiales statt, da die Kohlenstoffassimilation mehr und mehr nachlässt und mit dem Absterben der chlorophyllführenden Organe erlischt. Zur Zeit des lebhaftesten Wachsthums wird auch ein Maximum der Zufuhr von Aschenbestandtheilen von Aussen erreicht und nur noch wenig wird von diesen während der Fruchtreife aufgenommen.

Bei perennirenden Gewächsen muss natürlich gleichzeitig Reservematerial in die ausdauernden Theile wandern, sei es, dass nur unterirdische Organe perenniren oder auch der Stamm Reservestoffe aufnimmt. Diese müssen dann in entgegengesetzter Richtung wie bei der Magazinirung im Stamme sich bewegen, wenn die Knospen austreiben. Wie in diesen Beispielen sind die Richtungen der Stoffwanderung im Allgemeinen leicht gezeichnet, wenn Ausgangspunkte und Endziele anzugeben sind.

Mit ausgesprochener Gewebedifferenzirung macht sich wohl allgemein, wie in anderen Funktionen, auch hinsichtlich der Stoffbewegung eine mehr oder weniger weitgehende Arbeitstheilung bemerklich. Eine solche lernten wir schon bei der Wasserbewegung in der Pflanze kennen, und ebenso sind verschiedene Elementarorgane ungleich bei dem Transport organischer, plastischer Stoffe betheiligt, über deren Wanderung in der Pflanze uns einigermaassen Erfahrungen zu Gebote stehen. Von den stickstofffreien Materialien werden insbesondere Glycose und Stärke häufig auf Wanderung angetroffen, weniger häufig vermittelt fettes Oel die Translocation. Vielleicht vermittelt auch Mannit bei Oliven den Stofftransport (§ 56), und Rohrzucker soll dieses nach Gressner[1]) beim Keimen von Cyclamen thun. Ausserdem scheint Rohrzucker vorwiegend als Reservematerial zu funktioniren, und für Inulin ist keine andere Rolle bis jetzt bekannt. Die stickstoffhaltigen plastischen Körper wandern, soweit unsere Erfahrungen reichen, sehr häufig als Proteinstoffe. Ferner ist näher bekannt, in

1) Bot. Ztg. 1874, p. 801.

welcher Weise Asparagin die Wanderung in Keimpflanzen der Leguminosen vermittelt, während für andere Amide die Wege der Stoffwanderung nicht näher bekannt sind, und überhaupt nur unbestimmte Erfahrungen vorliegen, obgleich kaum zu bezweifeln, dass Amide oft, möglicherweise sogar ziemlich ausgedehnt, wandernde Körper sind [1]. Auch für Ammoniak und Salpetersäure, von denen letztere namentlich in Form gelöster Salze in manchen Pflanzen reichlich vorkommt, sind die Wanderungsbahnen noch nicht näher ermittelt.

Halten wir uns an die allgemeinen Erfahrungen, welche für Stoffwanderungsvorgänge in Phanerogamen, bei Entwicklung der Keimpflanze, Stofftransport aus assimilirenden Blättern, Ausbildung von Früchten u. s. w. bekannt sind, so finden wir insbesondere parenchymatische Zellen bei der Fortbewegung stickstofffreier plastischer Stoffe benutzt. Hierbei pflegen im Allgemeinen die den Gefässbündeln zunächst liegenden Zellen eine gewisse Bevorzugung zu zeigen, was namentlich bei Stärke dann hervortritt, wenn diese in nicht zu reichlicher Menge auf weitere Strecken fortgeschafft wird. Dann führt nicht selten eine den Gefässbündelring oder ein einzelnes Gefässbündel umkleidende Zellschicht, die sog. Stärkescheide [2], allein oder doch überwiegend Stärkekörner, die indess bei reichlicherem Vorrath auch in anderen Zellen der Rinde und des Markes auftritt. Eine ähnliche, jedoch nicht so ausgesprochene Localisirung bietet wohl auch die Glycose [3], die indess auf eine einzelne Zellschicht nicht beschränkt zu werden pflegt und gelegentlich auch im Marke reichlicher als in der Rinde vorkommt. Im Allgemeinen scheinen, sofern die Rinde einige Mächtigkeit hat, die äusseren Zelllagen, insbesondere die Epidermis und collenchymatische Schichten, der Regel nach nicht oder doch untergeordnet für Transport von Glycose und Stärke benutzt zu werden.

Bei Lupinus und ebenso bei anderen Leguminosen wird jedenfalls ein gutes Theil der [illegible] in Form von Asparagin den Verbrauchsorten in der Keimpflanze zugeleitet. Dabei dienen als Wanderungswege dieselben Zellenzüge, in denen Glycose fortgeschafft wird, und wie diese, fehlt auch Asparagin in den Siebröhren [4].

Wo Eiweissstoffe als solche auf weitere Strecken fortzuschaffen sind, scheint dieses wesentlich in dem Siebtheil der Gefässbündel, namentlich in den [illegible] und den Cambiformzellen zu geschehen. Diese sind nach den Erfahrungen von Sachs [5] überall, wo Transport von Proteinstoffen anzunehmen ist, reich an gelösten Eiweissstoffen, die mit Kupfervitriol und Kali violette Färbung annehmen. Solche Eiweissstoffe sind in nachweislicher Menge öfters

1) Die in § 58 und 59 mitgetheilten Thatsachen und die in den dort citirten Arbeiten [illegible] lassen wohl keinen Zweifel, dass auch andere Amide in der Pflanze wandern. Näher sind die Bahnen solcher Amide noch nicht verfolgt. Speziell für eine Translocation des in der Rübe enthaltenen Betain und Glutamin sprechen quantitative Bestimmungen dieser Körper, welche vor und während des Austreibens der Rübe von Schulze ausgeführt wurden. Versuchsstat. 1879, Bd. 20, p. 192.

2) Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 194. — Die topographisch abgegrenzte Endodermis ist nicht immer stärkeführend. De Bary, Anatomie 1877, p. 329, 341.

3) De Vries schlägt deshalb vor, das besonders leitende Gewebe Zuckerscheide zu nennen. Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 447.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 538.

5) Flora 1863, p. 297; 1863, p. 38.

nur in den genannten Elementarorganen auf Strecken zu finden, welche als Verbindungswege für die aus Samenlappen oder anderen Reservemagazinen nach Verbrauchsorten zu leitenden Proteinstoffe benutzt werden müssen, und verschwinden dann, wenn die Reservestoffe aus Samen entleert sind. Nach dem analogen Verhalten in Keimpflanzen von Leguminosen wird auch in diesen ein Theil der Reserveproteinstoffe auf diesem Wege, und ein vermuthlich spezifisch verschiedener Theil durch Vermittlung des Asparagins fortgeschafft. Ausser diesen Beobachtungen lehren die unten zu besprechenden Ringelungsversuche die Siebröhren und Cambiformzellen als Leiter von Proteinstoffen kennen.

Die räumliche Trennung der wandernden Stoffe ist, wenn auch eventuell weitgehend, doch wohl niemals eine vollkommene. In den Siebröhren ist, wie insbesondere aus den Untersuchungen von Briosi[1]) und Wilhelm[2]) bekannt wurde, etwas Stärke sehr häufig zu finden, etwas Glycose wurde in den leitenden Elementarorganen des Siebtheils in einigen Theilen der Maispflanze von Sachs[3]) beobachtet, und Oeltröpfchen in Siebröhren von Cucurbita und Dahlia werden von Briosi erwähnt. Andererseits sind ja in den Reservestoffbehältern plastische Proteinstoffe und Kohlehydrate vereint und wandern auch in den Samenlappen oder, wie bei Mais und Dattel beim Uebergang aus dem Endosperm in die aufsaugenden Theile des Samenlappens, gemeinsam in parenchymatischen Zellen des Grundgewebes, ehe die räumliche Trennung mit Erreichung von Gefässbündeln beginnt. Diese Thatsachen, ferner das Zusammenwandern von Asparagin und Glycose in denselben Zellenzügen, in denen offenbar beide Stoffe vereint im Zellsaft sind, deutet darauf hin, dass es auf eine Trennung von stickstoffhaltigen und stickstofffreien Stoffen nur insoweit abgesehen ist, als daraus ein Vortheil für die Translocation entspringt.

Da nun das krystalloide Asparagin denselben Weg, wie die gleichfalls leichter diosmirenden Kohlehydrate einschlägt, so darf man wohl annehmen, dass es beim Transport der Eiweissstoffe im Siebtheil darauf abgesehen ist, diese schwierig diosmirenden Körper zu befördern, ohne eine zu häufige diosmotische Durchwanderung von Zellwänden nöthig zu machen. Das ist aber in den Cambiformzellen durch ihre langgestreckte Form erreicht, und in den Siebröhren ist durch die durchbrochenen Siebplatten eine offene Communication hergestellt. Mit dem Mangel einer entsprechenden Gewebedifferenzirung wandern offenbar Proteinstoffe und Kohlehydrate in denselben Zellenzügen, so wie es auch bei Dattel, Mais u. a. beim Uebergang aus dem Endosperm in den Samenlappen, wo zunächst eine Durchwanderung von parenchymatischem Grundgewebe unerlässlich ist, zutrifft. Unter den niederen Gewächsen bieten übrigens u. a. schon verschiedene Florideen eine Sonderung in innere Plasma führende und umgebende stärkeführende Zellen[4]). Ob die Milchröhren, welche, wo sie vorhanden sind, ein ausgezeichnetes communicirendes System in der Pflanze bilden, in hervorragender Weise beim Transport plastischer Stoffe betheiligt sind, ist noch unentschieden. Denn wenn auch thatsächlich ihre Inhaltsstoffe bei

---

1) Bot. Ztg. 1873, p. 305.
2) Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates 1880, p. 21.
3) Flora 1862, p. 314.
4) Klein, Flora 1877, p. 295; Ambronn, Bot. Ztg. 1880, p. 177.

Nahrstoffmangel theilweise Verwendung finden können, so gilt dieserhalb dasselbe doch nicht ohne Weiteres für normale Verhältnisse, und aus jenen Beobachtungen allein lässt sich ein endgültiger Schluss nicht ziehen, welche Rolle den Milchröhren bei der Stoffwanderung zufällt.

Wandern auch stickstofffreie und stickstoffhaltige Stoffe räumlich getrennt, so müssen sie doch überall da zusammentreffen, wo beide in einer Zelle nothwendig sind. Das ist der Fall in Reservestoffbehältern, in denen Körper beiderlei Art vereinigt sind, und ebenso in wachsenden Zellen, welche gleichzeitig Baumaterial für Protoplasma und Zellhaut bedürfen. In ausgewachsenen Zellen scheint die Zufuhr von Stickstoffmaterial durchgehends zurückzutreten, vielleicht zeitweise ganz sistirt zu sein, während stickstofffreie plastische Stoffe in jeder lebensthätigen Zelle immer nöthig sind, demgemäss zugeführt werden müssen, wenn sie nicht aus Kohlensäure und Wasser im Chlorophyllapparat dieser gegebenen Zelle gebildet werden.

Mit der Nothwendigkeit, allen Zellen plastische Stoffe zuzuführen, müssen diese von den Zellenzügen aus, welche die Fortschaffung auf weitere Strecken vermitteln, auch in transversaler Richtung bewegt werden. Die analoge Forderung mussten wir schon hinsichtlich der Versorgung der Pflanze mit Wasser machen, dessen Fortschaffung auf weitere Strecken durch verholzte Elementarorgane der Gefässbündel vermittelt wird. Eine quere Wanderung wird natürlich auch für die Reservestoffe nöthig, sofern es die gegenseitige Lage der zuführenden und aufspeichernden Gewebe erfordert. So ist es u. a. bei Ablagerung der Reservestärke in Sträuchern und Bäumen, die in den Wurzeln beginnt und von da allmählich aufwärts in die Stammtheile sich fortsetzt [1]. Wie immer, soweit bekannt, die plastischen Stoffe in der üblichen Weise zugeleitet werden, füllen sich nach Reichardt [2] an den Magazinirungsorten zunächst Rindenparenchymzellen mit Stärke, die bald auch in Markstrahlen und Mark, sowie in das Holzparenchym und überhaupt in die Reservestärke führenden Elementarorgane des Holzes vordringt. Da Markstrahlen und Holzparenchym ein zusammenhängendes Gewebesystem bilden [3], so müssen bei solcher Einwanderung andere Elementarorgane des Holzes nicht nothwendig als Vermittler in Anspruch genommen werden.

Trotz der Zufuhr eines Stoffes wird doch eine nachweisbare Menge desselben sich nicht anhäufen, wenn der Consum verhältnissmässig zu ausgiebig ist. Hierin ist offenbar ein wesentlicher Grund, dass in dem Urmeristem des Vegetationspunktes der Wurzel, des Stengels u. s. w. Stärke und Glycose zu fehlen pflegen, deren Zuleitung und Verbrauch in den wachsenden Organen sich übrigens daraus ergibt, dass innerhalb dieser die fraglichen Körper gegen die wachsenden Partien hin allmählich spärlicher werden oder, falls transitorische Stärke angehäuft wird, diese mit der Streckung der Zellen verbraucht wird [4]. An dieses letztere Verhalten schliessen sich auch die durch violette Kupferreaktion nachweisbaren löslichen Eiweissstoffe an, welche in den jugendlichsten Zellen von Meristemen zu finden sind, aber allmählich verschwinden, während die Zellen in einen Dauerzustand übergehen [5].

1) Th. Hartig, Bot. Ztg. 1858, p. 332. 2) Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 323.
3) Troschel, Unters. über d. Mestom im Holze d. Dicotylen-Laubbäume 1880 (Berliner
4) Vgl. § 57. 5) Sachs, Flora 1862, p. 297.

Unsere Kenntniss der Stoffwanderung ist im Wesentlichen durch die von Sachs erfolgreich angebahnten mikrochemischen Methoden gewonnen, deren Aufgabe für diesen Zweck im Wesentlichen darin besteht, bei Kenntniss der Ausgangspunkte und Endziele der Stoffwanderung die leitenden Züge von Elementarorganen und die Qualität der in diesen befindlichen Stoffe zu ermitteln. Makrochemische Analyse der einzelnen Theile einer Pflanze vermag zwar die leitenden Elementarorgane nicht zu kennzeichnen, kann indess bei quantitativer Bestimmung über die von einem Organ zum anderen übergehenden Stoffmengen werthvolle Aufschlüsse geben und wohl auch das Material für Schlussfolgerungen liefern, die mit mikrochemischen Methoden nicht zu erreichen sind.

Ringelungsversuche. Wichtig für die Bestimmung der Elementarorgane, in welchen die Proteinstoffe wandern, sind die Erfolge der seit alten Zeiten vielfach ausgeführten Ringelungsversuche[1]). Wird ein Rindenring dem Stengel eines dicotylischen Gewächses entnommen, welches nur in der Rinde Siebtheil besitzt, so ist die auf Elementarorgane dieses angewiesene Communication natürlich unterbrochen. Ist der so am unteren Ende eines Weidenzweiges separirte Theil nur klein, so werden die in Fig. 34 dargestellten Erfolge nach ein bis einigen Wochen beobachtet, wenn der Zweig bis etwa *h—h* in Wasser gestellt wurde. An dem abgeringelten kurzen Ende erscheinen nur wenige Wurzeln (*w*), die bald ihr Wachsthum einstellen, wie es auch die Zweigknospe (*k*) mit einem Beginn des Austreibens bewenden lässt. Dagegen entwickeln sich reichlich und bis zu ansehnlicher Länge Wurzeln an dem unteren Ende des grösseren Zweigstückes, das zugleich eine mehr oder weniger auffallende callöse Anschwellung zeigt und dessen in der Figur nicht dargestellte Gipfelknospen zu beblätterten Zweigen sich entfalten. Aehnliche Erfolge werden u. a. leicht mit Liguster, Polygonum persicaria u. a. erhalten.

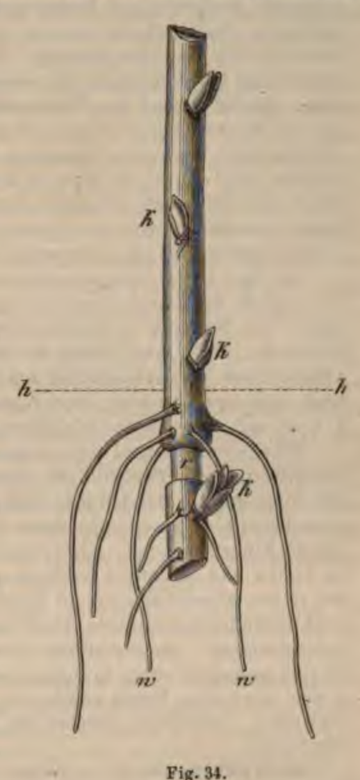


Fig. 34.

Befindet sich das kleine abgeringelte Stengelstück am oberen Ende des Zweiges, so kommt auch hier ein nur begrenztes Wachsthum zu Tage, wobei übrigens zu beachten, dass an dem in die Luft ragenden Ende das Auswachsen der Wurzeln sehr gehemmt oder ganz verhindert wird. Ebenso fand Hanstein, dass Blüthenstände und junge Fruchtstände von Sambucus nigra und Acer pseudoplatanus bald ihre weitere Entwickelung einstellten, wenn unterhalb derselben ein Rindenring entfernt wurde und kein Blatt an dem abgeringelten Theile sich befand. Wurde aber mit der Ringelung die Communication aller Siebtheile nicht unterbrochen, dann tritt obige Benachtheiligung des kurzen Stückes nicht, oder entsprechend der partiellen Unterbrechung nur theilweise auf. So ist es bei Stengeln der Monocotylen, ferner, wie Hanstein zeigte, bei Piperaceen, Nyctagineen und anderen Dicotylen mit markständigen Gefässbündeln, ferner bei Pflanzen, die, wie Solaneen, Cucurbitaceen (Asclepiadeen, Apocyneen, Cichoriaceen[2])) bicollaterale Bündel[3]), d. h. auf der Markseite der Gefässbündel Siebtheile besitzen.

---

1) Aeltere Lit. u. zahlreiche eigene Versuche bei Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392. — Weitere Versuche bei Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878.

2) Die eingeklammerten Pflanzen besitzen auch Milchröhren.

3) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 351.

Nun wandern aber faktisch, wie der mikrochemische Befund lehrt, im Mark plastische Kohlehydrate, und für Baumstämme hat Hartig[1] gezeigt, dass eine Unterbrechung der Rinde den Uebergang von Stärke nicht hemmt, indem die Reservestärke aus Wurzel und Stamm verschwand, als armsdicken Eichenstämmen 4 Fuss über dem Boden ein 2 Zoll breiter Rindenring im Frühjahr entnommen worden war. Kann somit nicht der Mangel von Kohlehydraten die soweit gehende Hemmung des Wachsens in den abgeringelten Stengelstücken erzeugen, so muss die Ursache in der ungenügenden Menge der zum Wachsen gleichfalls nothwendigen Proteinstoffe liegen. Weiter ergeben sich dann nach obigen Erfahrungen die Siebtheile als die zur ausreichenden Zufuhr von Proteinstoffen aus anderen Stengeltheilen nöthigen Gewebe. Der eiweissreiche Inhalt kennzeichnet dann ferner Siebröhren und Cambiform als die wesentlich leitenden Elementarorgane. Diese richtige Deutung, welche Sachs[2] den Thatsachen gab, wird nicht davon betroffen, dass gewisse Mengen von Kohlehydraten auch in dem Siebtheil wandern, wie es sich ja überhaupt nicht um eine absolute räumliche Trennung handelt. Wichtig sind übrigens diese Resultate noch deshalb, weil sie zeigen, dass in den Zellen[illegible], in welchen die Kohlehydrate nach der Ringelung sich noch bewegen, plastische Stickstoffverbindungen nicht in ausreichender Menge transportirt werden. Dieser Schluss ist aus den mikrochemischen Befunden nicht [illegible], da ein Uebersehen von stickstoffhaltigen Körpern allzuleicht möglich ist.

Bei der Ausführung derartiger Experimente muss die erst später zu besprechende Eigenschaft der Zweige ins Auge gefasst werden, eine Entwicklung der Knospen an der Spitze, der Wurzeln an der Basis der Zweige, und ebenso jedes abgeringelten Stückes anzustreben. Doch wird damit die Beweiskraft der Versuche nicht beeinträchtigt, und die [illegible] der Entwicklung am Ringelstück von disponiblem, geeignetem Nährmaterial [illegible] Wurzeln und Knospen an abgeringelten Zweigen der Weide [illegible] so separirte Stück ist.

Wird [illegible] Band aus der Rinde entnommen, so ist eine [illegible] durch die so behandelte Rinde nur möglich, indem dieselben [illegible] sondern auch in schiefer Richtung sich fortbewegen. [illegible] Knight zahlreich ausgeführten der[illegible] Experimente, in welchen von zwei entgegengesetzten [illegible] bis über die Hälfte gehende Einkerbungen [illegible] dass sowohl Eiweissstoffe wie Kohlehydrate genügend [illegible] um die so behandelten Stengelstücke zu [illegible] der Proteinstoffe wird vielleicht durch hier und [illegible] Siebröhren[3] erleichtert, doch muss [illegible] der Elementarorgane des Siebtheiles [illegible] zur Herbeischaffung von Proteinstoffen im Cambiform noth-[illegible]

[illegible] ziemlich verbreiteten Siebröhren bieten eine offene [illegible] durchlöcherten Platten, deren Durchbohrung aller[illegible] in manchen Fällen überhaupt zweifelhaft ist[4]. Vielfach wird im [illegible] durch callöse Wucherungen erzielt, jedoch wird mit er[illegible] dieser Callus entfernt, und so die offene Communication wieder hergestellt. [illegible] durch Nägeli[5] und Sachs[6] das Offensein der Siebporen nachgewiesen [illegible] gezeigt, dass auch Stärkekörnchen durch die Siebplatten gepresst [illegible] Weise wird da, wo sie vorhanden, sicher gelegentlich Stärke [illegible] de Bary bei anderen Pflanzen, z. B. bei Vitis, die Stärkekörnchen [illegible] als die Siebporen. Durch einseitigen Druck kann der schleimige [illegible] werden, und es ist an Querschnitten eines saftigen Kürbisstengels das [illegible] Menge des Siebröhreninhaltes leicht zu beobachten. Wird eine [illegible] des Inhaltes bewirkt, so scheint im Allgemeinen die plasmatische Masse

1) [illegible] p. [illegible] 2) Flora 1863, p. 33.
3) [illegible] Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates 1880, p. 77.
4) [illegible] Anatomie 1877, p. 179.
5) [illegible] Akad. 1861, I, p. 212.
6) [illegible] p. [illegible] 7) Bot. Ztg. 1873, p. 309.

sich merklich unter der Siebplatte anzuhäufen, welche sie zu durchwandern hat, wohl ein Erfolg der Hemmungen, welche die engen Poren dem Durchtritt entgegenstellen.

Wie unter normalen Verhältnissen sich innerhalb der Pflanze solche Ansammlungen gestalten, ist noch nicht sicher ermittelt und in Verband mit den herrschenden Bewegungsrichtungen gebracht[1]). Vielleicht spielen hier auch aktive Bewegungen des Inhaltes eine Rolle, die wenigstens für Protoplasma nicht selten in einseitiger Ansammlung ihren Ausdruck finden, wie u. a. die Spitze der wachsenden Mycelfäden und Sporangienträger von Mucor schön zeigen kann. Jedenfalls können in Siebröhren Stoffe nach beiden Seiten fortgeschafft werden, doch ist es noch fraglich, ob vielleicht eine einseitig bevorzugte Leitungsfähigkeit besteht. Es muss dahin gestellt bleiben, ob nicht häufiger sehr feine, bisher übersehene Perforationen der Zellwand für die Stoffwanderung in Betracht kommen. Tangl[2]) erwähnt eine solche Communication für das Endosperm von Strychnos nux vomica und zwei Palmenarten.

Der Milchsaft liefert in gewissen Pflanzen zweifellos plastisches Material, dürfte indess, wie seine Zusammensetzung verschieden ist, auch physiologisch ungleichwerthig sein und zum mindesten nicht ausschliesslich ernährende Stoffe führen. Harze und ätherische Oele, welche in den Milchsäften der Umbelliferen, wie die daraus gewonnenen Gummiharze lehren, reichlich vorkommen, sind nach anderen Erfahrungen keine nutzbare Nahrung, und für Kautschuk, das ja aus Milchsäften gewonnen wird, muss solches gleichfalls fraglich erscheinen. Neben derartigen Stoffen führen Milchsäfte aber auch grössere oder kleinere Mengen von Glycose, Stärke und anderen Kohlehydraten, sowie von Eiweissstoffen. In dem Milchsaft von Morus alba kann Glycose im Winter nach Faivre 5—10 Proc. der Trockensubstanz ausmachen, und Stärke ist in den Milchzellen von Euphorbia in nicht unerheblicher Menge zu finden, ebenso gehören fettartige Stoffe zu den oft ziemlich reichlich vorkommenden Körpern[3]). In den Milchsäften der Aroideen und Musaceen tritt auch Gerbstoff in reichlicher Menge auf. Am wahrscheinlichsten mag es dünken, dass die milchsaftführenden Behälter (die Milchsaftgefässe, die Milchzellen und die milchsaftführenden Intercellularräume[4])) sowohl zur Vertheilung plastischer Stoffe, als auch zur Aufnahme von Excreten in spezifisch verschiedenem Grade dienen. Eine Verbreitung von Stoffen in der Pflanze muss durch die milchführenden Behälter, welche ja zum guten Theil ein anastomosirendes Netz in der Pflanze bilden, sehr gut bewerkstelligt werden können.

Nährmaterial liefert nach Faivre's[5]) Untersuchungen unzweifelhaft der Milchsaft von Tragopogon porrifolius. Die Trübung des Milchsaftes, welche ja als ein Kriterium für den Stoffgehalt angesehen werden kann[6]), verschwindet bei dieser Pflanze, wenn Nahrungsmangel eintritt, und kehrt mit der Produktion von Nährstoffen wieder. Faivre fand solchen Verbrauch des Milchsaftes in den im Dunklen und in den am Licht, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre gehaltenen Keimpflanzen, und constatirte ferner die Wiederbildung des normalen Milchsaftes, sobald die Bedingungen für Kohlenstoffassimilation gegeben waren. Weiter bemerkte Faivre einen Verbrauch des Milchsaftes während des schnellen Wachsthums einzelner Organe. Früher schon hatte Faivre[7]) durch verschiedene Experimente mit älteren Pflanzen von Ficus elastica und Morus alba eine Verwendung von Milchsaft zu Ernährungszwecken nachgewiesen. Nach den Beobachtungen dieses Forschers an Morus alba scheint der Milchsaft auch ähnliche Translocationen wie Reservestoffe zu erfahren, da während des Winters der Milchsaft im Stamme trüber als im Sommer war, und in den dünnen

---

1) Vgl. Nägeli, l. c., p. 232; Wilhelm, l. c., p. 55 u. 70.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 178.

3) Analysen von Milchsäften finden sich: de Bary, Anatomie 1877, p. 194; Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1873. Ausser der hier und in den Arbeiten von Faivre citirten Literatur sei noch hingewiesen auf Boussingault's Analyse der Milch des Kuhbaums, Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 277.

4) Morphologisches bei de Bary, l. c., p. 191, 210, 455; Ueber Milchröhren bei Agaricus, de Bary, Morphologie u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866, p. 52.

5) Compt. rend. 1879, Bd. 88, p. 369.

6) Nach Faivre coagulirt übrigens der Milchsaft von Morus alba noch, nachdem er seine Trübung eingebüsst hatte.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1866, V sér., Bd. 6, p. 33, u. 1869, V sér., Bd. 10, p. 97.

Zweigen, sowie in den Knospen sich im Frühjahr wieder trüberer Milchsaft einfand. Auf eine Verwendung im Stoffwechsel deutet auch hin die Beobachtung Humboldt's[1], nach welcher während des Reifens der Frucht von Carica papaya der Milchsaft wässriger wird, ebenso die von Sachs[2]) beobachtete wässrige Beschaffenheit des Milchsaftes in verdunkelten Blüthensprossen einer Pflanze von Ipomaea purpurea, die ausserdem am Lichte sich befand und trüben Milchsaft in den beleuchteten Theilen besass[3]).

Nach den mitgetheilten Thatsachen kann ein gewisser Transport plastischer Stoffe in Milchröhren nicht bezweifelt werden. Da sich die Milchröhren vielfach dem Siebtheil der Gefässbündel anschliessen und z. B. bei manchen Papaveraceen die Siebröhren spärlicher werden, wenn Milchröhren reichlicher auftreten[4]), so liegt der Gedanke nahe, es dürften die letzteren bis zu einem gewissen Grade die Funktion der Siebröhren vertreten. Zu einer Entscheidung reichen die vorliegenden Thatsachen nicht aus. Allerdings spricht dafür eine Angabe Faivre's[5]), nach welcher eine Knospe von Ficus elastica austrieb, die an einem blattlosen Zweigstücke stand, dessen Siebtheile, in Folge der Entfernung eines Rindenringes, nicht mehr mit der übrigen Pflanze communicirten, während durch die nicht auf die Rinde allein beschränkten Milchröhren noch nachweislich Milchsaft in das abgeringelte Zweigstück seinen Weg finden konnte. Nach Hanstein[6]) soll freilich eine derartige Abringelung die Entwicklung einer Knospe von Ficus australis gehemmt, und ferner ein kurzes Stengelstück, welches an der Basis eines Stecklings von Ficus carica durch eine Ringelung abgegrenzt wurde, eine nur ganz geringe Wurzelbildung geliefert haben. — Um über den muthmaasslich ungleichen physiologischen Werth des Milchsaftes verschiedener Pflanzen urtheilen zu können, fehlen vergleichende Untersuchungen. Welche Bedeutung aber auch in gegebenen Fällen dem Milchsaft zukommen mag, jedenfalls kann dieser nicht als ein allgemeiner Lebenssaft der Pflanze angesprochen werden, wie es von C. H. Schultz geschah, dessen ungerechtfertigte Ideen von Mohl[7]) gebührend zurückgewiesen wurden.

Historisches. Wie, trotz der für ihre Zeit vortrefflichen Auseinandersetzungen Malpighi's über die verschiedenen Bewegungsrichtungen der Nährstoffe in der Pflanze, sich in der Folge eine einseitige und irrige Lehre der Saftcirculation in der Pflanze ausbildete, ist in Sachs' Geschichte der Botanik (p. 494) nachzusehen. Diese Lehre, nach welcher der rohe Saft in dem Innern der Pflanze aufsteigt, der in den Blättern verarbeitete Bildungssaft aber in der Rinde herabgeleitet wird, berührt ja überhaupt nur einen speciellen Fall der Stoffwanderungsvorgänge, der aber in der Folge leider ausschliesslich oder doch zu vorwiegend ins Auge gefasst wurde. Obgleich ja thatsächlich weiterhin, z. B. bei Verwendung von Reservestoffen, anderweitige Stoffbewegungen bekannt waren, so wird doch überall eine befriedigende Darstellung der Gesammtverhältnisse vermisst[8]). Erst Sachs[9]) zog in seinen bezüglichen bahnbrechenden Arbeiten die nach Ausgangspunkt und Endziel verschiedenen Modalitäten der Stoffwanderung in Betracht und zeigte, dass es sich durchweg nicht um Zuleitung eines besonderen organischen Bildungssaftes, sondern um Zufuhr verschiedener plastischer Stoffe handle, die auch räumlich getrennt ihrem Ziele zugeführt

---

1) Vgl. Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 408.

2) Experimentalphysiol. 1865, p. 387.

3) Auf das unterbleibende Ausfliessen von Milchsaft aus älteren Blättern von Euphorbia (Senebier, Phys.-chem. Abhandlg. 1785, III. Thl., p. 33; Göppert, Wärmeentwicklung 1830, p. 14) darf kein Gewicht gelegt werden, da dieses wesentlich durch sinkenden Turgor der Gewebe erzielt und ebenso jeden Augenblick durch Welken herbeigeführt werden kann. Eben deshalb hat auch die einfache Angabe Bernhardi's (Beobachtg. über Pflanzensäfte 1805, p. 56) keinen Werth, nach welcher Milchsaft nicht aus älteren Stamm- und Wurzeltheilen von Asclepias ausfliesst.

4) Vgl. de Bary, Anatomie, p. 541.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1866, V sér., Bd. 6, p. 39 u. 47.

6) Die Milchsaftgefässe 1864, p. 58. 7) Bot. Ztg. 1843, p. 553.

8) Vgl. z. B. Mohl, Vegetab. Zelle 1851, p. 71; Unger, Anatomie u. Physiologie 1855, p. 329; Th. Hartig, Entwicklungsgesch. d. Pflanzenkeims 1858, p. 69; Bot. Ztg. 1862, p. 82.

9) Keimung d. Schminkbohne, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 57; Ueber die Stoffe, welche d. Material zum Wachsthum d. Zellhäute liefern, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, p. 183.

werden können. Hieran anschliessend gab dann Sachs[1]) den aus dem Ringelschnitt gezogenen Folgerungen die vorhin mitgetheilte Deutung. Denn wenn auch Mohl[2]) zuerst Siebröhren und langgestreckte Zellen des Weichbastes als die speziell leitenden Elementarorgane angesprochen, und Hanstein[3]) den exakten Beweis hierfür geliefert hatte, so liessen doch diese Forscher noch einen Bildungssaft (also mindestens die plastischen Stoffe vereint) in den besagten Elementen wandern. Ist nun auch faktisch die räumliche Trennung keine absolute, so wird doch deshalb an der von Sachs gegebenen Interpretation nichts wesentliches geändert. Ebenso ist es nur eine Erweiterung, wenn, wie ich[4]) zeigte, Amide in anderen Elementarorganen die Wanderung stickstoffhaltiger Körper vermitteln.

Wanderung der Aschenbestandtheile.

§ 64. Zur Zeit ist noch nicht ausreichend ermittelt, in welcher Form und in welchen Elementarorganen die verschiedenen Aschenbestandtheile translocirt werden. In dieser Hinsicht lassen sich auch keine maassgebenden Schlussfolgerungen aus den Erfahrungen über die Translocation der organischen Stoffe ziehen, die ja in der räumlichen Trennung wandernder stickstofffreier und stickstoffhaltiger Körper selbst lehren, dass ein Zusammenwirken noch kein Zusammenwandern bedingt. Freilich werden Aschenbestandtheile wohl vielfach im Verein, zum Theil vielleicht in chemischer Verbindung mit plastischen organischen Stoffen translocirt werden, doch mangeln eben genügende Erfahrungen, und wenn z. B. der stetige Gehalt von Kaliphosphat in dargestellten Eiweissstoffen vermuthen lässt, dass jenes auch in den wandernden Proteinstoffen nicht fehlt, so wird doch gewiss nur ein Theil des Kalium und der Phosphorsäure auf dem so bezeichneten Wege seinem Ziele zugeführt.

Fassen wir aber die Stoffwanderungsvorgänge im Allgemeinen ins Auge, so sind mannigfache Uebereinstimmungen zwischen Aschenbestandtheilen und organischen Stoffen nicht zu verkennen. Wie gewisse organische Produkte an dem Orte ihrer Entstehung verharren, werden auch gewisse Verbindungen der Aschenbestandtheile dem weiteren Umtriebe in der Pflanze entzogen, während andere zu fernerer Verwendung fortbewegt oder vorläufig als Reservematerial deponirt werden, in welchem begreiflicherweise alle nothwendigen Aschenbestandtheile vertreten sind. Mit der Verwendung der Reservestoffe macht sich dann eine ungleiche Bedeutung verschiedener Elementarstoffe bemerklich, die allgemein in dem Stoffwechsel der Pflanze hervortritt. Während von Kalium und Phosphorsäure, auch von Magnesium eine verhältnissmässig grosse Menge aus Samenlappen oder aus anderen Magazinirungsorten zu den Verbrauchsstätten wandert, bleibt relativ viel Calcium zurück. Dieses Element wird eben im Stoffwechsel reichlich in Verbindungen übergeführt, welche an dem Orte ihrer Entstehung dauernd verharren, während von den anderen genannten Körpern zwar auch ein gewisses Quantum in jeder lebendigen Zelle zurückgehalten, jedoch nicht so dauernd fixirt wird, da mit dem herannahenden Ende einer Zelle insbesondere Kalium und Phosphorsäure, im Verein mit anderen plastischen Materialien, theilweise entleert und wieder in anderen Elementarorganen verwendet

---

1) Flora 1863, p. 32. 2) Bot. Ztg. 1855, p. 897.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392. Aeltere Literatur und Ansichten sind hier zusammengestellt.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 538.

werden. Gänzlich wird freilich kein nothwendiger Stoff im normalen Gang des Pflanzenlebens aus lebendigen oder absterbenden Zellen entführt, nur verhältnissmässig viel Kalium und Phosphorsäure wandern aus, wenn Blätter dem Absterben entgegengehen oder Reservestoffe aus Samenlappen oder Endosperm entleert werden, überhaupt wenn eine Translocation der in einem Pflanzentheile vereinten Stoffe zu Wege kommt.

Wo es sich um Verwendung von Reservestoffen handelt, bewegt sich natürlich auch Calcium des aufgespeicherten Vorrathes zu den Verbrauchsorten, doch macht sich der bezeichnete Unterschied auch hier entschieden geltend. Denn während, wie Schröder[1]) fand, in Keimpflanzen der Schminkbohne aus den bereits im Schrumpfen begriffenen Cotyledonen nur die Hälfte des Calciums entleert war, fand sich von der ursprünglich vorhandenen Phosphorsäure nur noch $^{1}/_{4}$, von Kalium, Magnesium (auch Natrium) nur noch $^{1}/_{3}$ in den Samenlappen und nicht mehr war auch von den stickstoffhaltigen Substanzen in die Keimpflanze übergegangen[2]). In Laubblättern dagegen, die ja keine Reservestoffe aufspeichern, und durch welche die zur Magazinirung im Samen kommenden Aschenbestandtheile nicht nothwendig passiren müssen, ist keinmal eine Abnahme, meist bis zum beginnenden Absterben eine Zunahme des Calciums (ebenso der Kieselsäure) zu bemerken. Dagegen scheinen Phosphorsäure und Kalium, desgleichen die Stickstoffsubstanz zumeist schon im Juli und August etwas sich zu verringern, um dann, mit Herannahen des herbstlichen Absterbens, noch reichlicher in die perennirenden Theile überzugehen. Magnesium zeigt sich hier nur wenig beweglich, da der Gehalt an diesem Elemente in den Blättern nur etwas oder gar nicht abnimmt[3]). Da Magnesium wesentlich in löslicher Form in der Pflanze vorzukommen scheint, so ergibt sich, dass die Existenz löslicher Verbindungen nicht allein entscheidend ist. In abgestorbenen Zellen freilich werden, wenn sie im Innern der Pflanze eingeschlossen und von Wasser durchtränkt bleiben, unvermeidlich weiterhin lösliche Verbindungen fortgeführt, während das reichliche Vorkommen ungelöster Calciumverbindungen das Auswaschen dieses Elementes hindert.

Die Beziehungen zwischen organischen Stoffen und Aschenbestandtheilen sprechen sich auch in der Gesammtzunahme aus, welche beide in der Pflanze erfahren. In irgend einer Phase der Entwicklung erreicht die Produktion organischer Substanz, resp. die Aufnahme dieser in chlorophyllfreie Pflanzen ein Maximum und eben dieses trifft zu für die Aufnahme von Aschenbestandtheilen aus dem umgebenden Medium, ohne dass übrigens der grösste Gewinn an organischer Substanz und an Aschenbestandtheilen auf dieselbe Zeit fallen muss. Weiterhin ist bei geringer oder auch ohne Zunahme von Trockensubstanz die Translocation der wanderungsfähigen Stoffe in ausgiebiger Weise thätig, um diese ihren endlichen Zielen, den noch intensiv thätigen Organen, insbesondere auch den Aufspeicherungsorten der Reservestoffe zuzuführen. Das dauert noch

1) Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 463.

2) Aehnliches wird beim Austreiben von Aesten beobachtet. Schröder, Forstchem. u. pflanzenphysiol. Unters. 1878, I, p. 77. Ferner beim Austreiben von Knollen u. s. w.

3) Lit.: Zöller, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 231; Rissmüller, ebenda 1874, Bd. 17, p. 17; Dulk, ebenda 1875, Bd. 18, p. 188; Flèche u. Grandeau, Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 486.

fort, wenn bereits einzelne Pflanzenglieder ihr Lebensende fanden, sowie ja auch in abgeschnittenen Pflanzentheilen die wanderungsfähigen Stoffe weitergeschafft werden. Diese sammeln sich u. a. bei den Getreidearten mehr und mehr in der Aehre und zuletzt entziehen die Früchte den übrigen Blüthentheilen das noch disponible Material, auch wenn die Aehre vom Halme getrennt wurde [1]).

Die Zeit ausgiebigster Produktion ist natürlich ebenso spezifisch verschieden, wie die Aufnahme von Aschenbestandtheilen. Jene ist von der Thätigkeit der Blätter abhängig und fällt im Allgemeinen mit der reichlichsten Entwicklung dieser zusammen. Die Aschenbestandtheile scheinen in unsere Getreidearten unter normalen Verhältnissen zum grössten Theil mit Beendigung der Blüthezeit eingetreten zu sein. Entsprechend der schon in frühen Entwicklungsstadien ansehnlichen Aufnahme, vermögen Pflanzen, wenn sie zuerst in wässriger Nährlösung gehalten, aber schon vor dem Blühen in reines Wasser gebracht werden, doch ihre Entwicklung vollständig abzuschliessen. In einem Culturboden werden gewöhnlich bis in die letzten Reifestadien Aschenbestandtheile, wenn auch meist zuletzt in geringer Menge aufgenommen, doch wurde auch unter solchen Bedingungen endlich eine Constanz oder sogar eine geringe Abnahme der Gesammtasche in einzelnen Fällen beobachtet. Eine solche Abnahme trifft aber natürlich diejenigen Pflanzenglieder, welche das zur Aufspeicherung in den Reservestoffbehältern bestimmte Material abgeben. Wie hierbei verschiedene Elementarstoffe ungleich betroffen werden, so ist auch das Verhältniss, in welchem die einzelnen Aschenbestandtheile in die Pflanze von Aussen eintreten, während der Entwicklung der Pflanze mannigfachem Wechsel unterwerfen. Allgemeine Regeln lassen sich in dieser Hinsicht zur Zeit um so weniger aufstellen, als auch die Zusammensetzung der Nährlösung augenscheinlich einen wesentlichen Einfluss ausübt auf die absoluten und relativen Mengen, welche von den einzelnen Aschenbestandtheilen aufgenommen werden.

Wir müssen uns hier auf obige ganz summarische Angaben über die Aufnahme der Aschenbestandtheile von Aussen und ihre Wanderung innerhalb der Pflanze, wie sich solche aus der quantitativen Analyse getrennter Pflanzentheile ergibt, beschränken. An verschiedenen Pflanzen und selbst an verschiedenen Individuen derselben Species wurden mannigfache Abweichungen beobachtet, wie ein Studium der bezüglichen Literatur lehren kann. Diese ist zum Theil citirt in E. Wolff, Aschenanalysen 1871, p. 183. Zur Orientirung zu empfehlen sind folgende auf Getreidearten bezügliche Arbeiten: Arendt, Das Wachsthum d. Haferpflanze 1859; Fittbogen, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 474 u. ebenda 1870, Bd. 13, p. 100; Pierre, Rech. sur le développement du blé 1866; Knop u. Dworzak, Bericht d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1875, I, p. 76. Aehnlich gestalten sich die Verhältnisse, wenn zugleich perennirende Theile mit Reservestoffen zu versorgen sind. Belege liefern u. a. Wunder (Versuchsstat. 1861, Bd. 3, p. 19) für Rübe, E. Wolff (Mitthlg. aus Hohenheim 1860, Heft 5, p. 181) für Kartoffel; H. Schultz (Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 203) für Cichorie [2]).

Kalium und Phosphorsäure. Da in jugendlichen Organen sowohl Kalium und Phos-

---

1) Lit. über Nachreifen: de Candolle, Pflanzenphysiol. Bd. 2, p. 182; Lucanus, Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 147; Siegert, ebenda 1864, Bd. 6, p. 134; Heinrich, Annal. d. Landwirthschaft 1871, Bd. 57, p. 31; Nowacki, Unters. über das Reifen d. Getreides 1870; Nobbe, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 277.

2) In diesen Arbeiten ist zum Theil auch die Zunahme an organischer Substanz beachtet, über die u. a. auch Auskunft geben Bestimmungen von Boussingault, Agronomie, Chim. agricole u. s. w. 1874, Bd. 5, p. 135, u. Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 548.

[illegible] Körper sich reichlich einfinden [illegible], so wirken diese [illegible] zusammen. Mit der Ausbildung scheint ein [illegible] werden zu können, da in [illegible] mit beendigter Auswanderung [illegible] wurde. [illegible] und anderen Er- [illegible] Proteinstoffen und Phosphorsäure nicht zu [illegible] ein constantes Verhältniss zwischen dem [illegible] besteht, und ein solches ist um so we- [illegible] Functionen zufallen. [illegible] vermehrte Er- [illegible] Stickstoff und Phosphorsäure in der- [illegible]

[illegible] Desorganisation [illegible] Stickstoffsub- [illegible] Besonders sicher [illegible] sommerdürrer [illegible] sowie die Re- [illegible] zudem [illegible] Resultaten nicht einen [illegible] welche [illegible]

[illegible] Pflanze oder aus [illegible] werden. Denn [illegible] Aehren [illegible] Ferner ver- [illegible] Proteinstoffen [illegible] stimmen aber [illegible] anderen [illegible] ist [illegible] wie [illegible] Nahr- [illegible]

[illegible] Magnesia [illegible] Phosphor- [illegible] Magnesia [illegible] Ammoniak [illegible] Ausbil- [illegible] ferner ist [illegible] Lösung [illegible] Phosphorsäure [illegible] und

[illegible] Ferner bei Corenwinder, Annal. d. [illegible]

[illegible] Ritthausen u. Pott, ebenda [illegible]

[illegible] 1873, Bd. 13, p. 120 u. 129.

[illegible] Heinrich, Jahrb. d. Agrikulturch. [illegible]

[illegible] p. 472.

Magnesia sowohl im Siebtheil, als auch in lebendigen Markzellen reichlich vorhanden sind, und dieserhalb sich auch entsprechende Kryställchen schon beim einfachen Zusatz von ammoniakalischem Chlorammonium bilden. In älteren Holztheilen ist die entschiedene Abnahme von Magnesium und Phosphorsäure zu constatiren, während Calcium sich sehr reichlich vorfindet. Da die Kryställchen nicht schnell genug entstehen und so auch ausserhalb der mit Zusatz des Reagens getödteten Zellen anschiessen, empfiehlt es sich, die einzelnen Gewebeformen getrennt der Untersuchung zu unterwerfen.

Ursachen der Stoffwanderung.

§ 65. Spezifische diosmotische und stoffumwandelnde Eigenschaften der Elementarorgane, welche wir in Kap. II als Ursachen für Aufnahme und Anhäufung, resp. für Ausgabe und Auswandern von Stoffen kennen lernten, bedingen auch die in der Stoffwanderung sich bietenden Verhältnisse. Um diese aus jenen Principien zu verstehen, bedarf es nur der Anwendung derselben auf bestimmte Fälle. Insbesondere finden wir häufig nur bestimmte Gewebecomplexe zur Fortbewegung plastischer Stoffe benutzt. Dabei besteht kein principieller Unterschied zwischen der Wanderung von Zelle zu Zelle und in Siebröhren oder anderen langgestreckten Elementarorganen. In diesen können allerdings Körper auf weite Strecken ohne Durchwanderung von Zellwänden fortgeschafft werden, indess ist Durchwanderung immer erforderlich, um die zu translocirenden Stoffe in die fraglichen Elementarorgane zu befördern und ferner durch Vermittlung anderer Zellen den Verbrauchs- und Magazinirungsorten zuzuführen. Die partielle räumliche Trennung aber, welche die in den Reservemagazinen vereinten Stoffe auf ihren Wanderungsbahnen erfahren, entspringt, wie das Wahlvermögen überhaupt, gleichfalls den spezifischen Eigenschaften und Thätigkeiten der Elementarorgane.

Verwandelt von zwei in einer Flüssigkeit befindlichen Zellen die eine ausschliesslich, resp. vorwiegend einen gelösten Stoff in nicht diosmirende Form, so wird in dieser Zelle sich endlich die ganze, resp. die grössere Menge des fraglichen Körpers ansammeln, wenn auch dieser in beide Zellen mit gleicher Leichtigkeit diosmotisch eindringen kann. Dasselbe aber muss erreicht werden, wenn sich in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwand ein aus einer Zelle austretender oder von Aussen aufgenommener Stoff verbreitet und so in Kontakt mit Protoplasmakörpern ungleicher Eigenschaften gelangt. Sind die stoffumwandelnden Thätigkeiten in den in Frage kommenden Elementarorganen verschieden, so kann eine partielle oder totale räumliche Trennung erzielt werden, ohne dass eine differente diosmotische Fähigkeit bestehen muss, welche, wenn sie existirt, allerdings auch mitwirkend oder auch entscheidend eingreifen kann.

Nach gleichem Prinzip kommt auch die Einschränkung wandernder Stoffe auf bestimmte Gewebezüge zu Stande, mag es sich nun um Stärke, Glycose, Asparagin, Eiweissstoffe oder andere Körper handeln. Kann die unlösliche Stärke nicht diosmiren, so lehrt doch auch die oft ansehnliche Anhäufung von Glycose oder Asparagin, dass diese Stoffe in nicht diosmirender Form in den Zellen sich finden, und die im Kap. II erwähnten direkten Versuche haben dasselbe bestätigt. Um aber den Uebergang von Zelle zu Zelle zu ermöglichen, ist Bildung diosmirender Substanz unerlässlich, und damit sind die für Einengung nothwendigen Bedingungen als Thatsache erwiesen. Denn die diosmirende Sub-

stanz muss ja wieder innerhalb der Zelle zur Diosmose unfähig werden, und was bei der Stärke durch Bildung eines unlöslichen Körpers erreicht wird, muss für die gelöst bleibenden Stoffe auf irgend eine andere Weise erzielt werden. Da die in den Protoplasmakörper nicht eindringende Glycose sich nachweislich in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwände leicht verbreitet, so wird dieses sicher auch jeder, den Uebergang von Zelle zu Zelle vermittelnder Körper thun, und dass dieser nicht in das angrenzende Gewebe gelangt, kann in der Qualität der Zellwandungen sicher nicht begründet sein. Es wird solches indess auch dann erreicht werden, wenn von dem diosmirenden Körper immer nur wenig in die Zellwandung tritt, und die osmotische Bewegung nach den ansammelnden Nachbarzellen ansehnlich genug ist, um eine weitgehende Ausbreitung innerhalb der Zellwandungen zu verhindern. Eine solche Ausbreitung in der Imbibitionsflüssigkeit geht, sofern nicht Wasserströmungen wirksam sind, ohnehin nur ziemlich langsam von statten. Deshalb muss es auch von Bedeutung sein, dass die hauptsächlichste Wasserbewegung in den Elementarorganen des Holzkörpers zu Wege kommt, welche als Bahnen für die Translocation plastischer Stoffe im Allgemeinen nicht benutzt werden [1]).

Natürlich müssen die leitenden Gewebe an dem Ausgangspunkt wanderungsfähige Stoffe geliefert bekommen, die am Endziele consumirt, resp. magazinirt werden. Ferner muss in derselben Zelle die diosmirende Form eines Körpers in die nicht diosmirende Form übergeführt, sowie auch die umgekehrte Verwandlung vollzogen werden. Fordern diese Vorgänge auch einen gewissen Arbeitsaufwand, der vielleicht vielfach weit geringer ist, als in den die Stärke treffenden bezüglichen Metamorphosen, so ist doch jener geboten, um die Einschränkung der wandernden Stoffe auf gewisse Bahnen zu erreichen. Ohne die hieraus entspringenden Vortheile weiter zu discutiren, ist doch einleuchtend, wie mit der Einschränkung zugleich erreicht wird, dass die wandernden Stoffe durch Wasser nicht entzogen werden können und somit den in Wasser wachsenden Pflanzen und Pflanzentheilen erhalten bleiben (vgl. § 9).

Die Abhängigkeit der Einengung in bestimmte Wanderungsbahnen von der anhäufenden Thätigkeit in bestimmten Zellen ergibt sich noch weiter aus den schon mitgetheilten Thatsachen, nach welchen Stärke auf die Stärkescheide, Glycose wenigstens auf die dem Gefässbündel benachbarten Gewebe beschränkt zu sein pflegt, wenn nur geringe Mengen dieser Körper wandern, während mit reichlicher Wanderung auch benachbarte Gewebe als leitende Bahnen benutzt werden. Offenbar steht also der Ausbreitung von Glycose in die eventuell davon frei bleibenden Gewebe ein Hinderniss nicht im Wege, und wir müssen die Einengung von Glycose oder Stärke auf einzelne Zellenzüge als eine Folge relativ überwiegender osmotischer Anziehungskraft (die von Umwandlung der diosmirenden Produkte abhängt) ansehen, welche es der Stärkescheide und benachbarten Zellen ermöglicht, bei geringerer Stoffmenge fast alles an sich zu reissen.

Zur Vermittlung des Ueberganges von einer Zelle in eine andere bedarf es der Ansammlung einer mikrochemisch nachweisbaren Menge eines Stoffes innerhalb der Zellwand nicht, so wie ja auch im Vegetationspunkt der Wurzel

---

1) Die für Einschränkung der wandernden Stoffe in bestimmte Bahnen maassgebenden Ursachen habe ich entwickelt in Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 111.

und des Stengels ein Nachweis von Stärke oder Glycose nicht gelingt, wenn auch diese Stoffe unzweifelhaft als Nährmaterialien zugeführt werden. Auch erscheint nicht selten eine Bahn unterbrochen, obgleich durch Elementarorgane des die einzige Verbindung herstellenden Gliedes Nährstoffe nothwendig wandern müssen. So findet man öfters in längeren Wurzeln von Keimpflanzen Glycose und Stärke nur gegen die Spitze hin, während rückwärts, vielleicht bis zum Stämmchen, nichts von jenen Stoffen nachzuweisen ist. Ferner ist, insbesondere wenn Blätter schwächer beleuchtet werden, im Gewebe des Blattstiels zuweilen nichts von Stärke oder Glycose zu entdecken, obgleich Assimilationsprodukte zweifellos auf diesem Wege dem Stamme zugeführt werden[1]). Mag nun in der unterbrochenen Wegstrecke Stärke oder Glycose in zu geringer Menge oder eine dem Nachweis sich entziehende andere Verbindung vorhanden sein, jedenfalls sind spezifische Eigenschaften der betheiligten Elementarorgane für eine solche Vertheilung maassgebend, aus welcher auch zu entnehmen ist, dass am Entstehungsorte nachweisliche Mengen der Produkte nicht vorhanden sein müssen[2]).

Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass der Bau der leitenden Elementarorgane die Einengung in Bahnen begünstigt. So ist in der Richtung der Längsstreckung die Fortbewegung in Zellen und Zellfusionen erleichtert. Ferner wird, falls cuticularisirte oder verkorkte Wandungen in Betracht kommen, die Stoffwanderung in einer durch diese führenden Richtung wesentlich erschwert sein (§ 10), und offenbar kommt solches in Algenfäden oder in wasserumspülten Organen, deren peripherische Zellen Stoffe zu translociren haben, vortheilhaft zur Geltung. Vielleicht gewinnt auch die im Innern mancher Pflanzen vorkommende verkorkte Endodermis[3]) eine gewisse einengende Bedeutung. Ausserdem ist es eher wahrscheinlich, dass sich wenigstens zeitweise in der Struktur des Protoplasmakörpers Verhältnisse herstellen, vermöge welcher Aufnahme, resp. Ausgabe von Stoffen nach einer bestimmten Richtung hin gefördert wird. Wie über diesen Punkt, ist auch Sicheres darüber nicht bekannt, ob Elementarorgane gleich gut in entgegengesetzter Richtung leiten oder ob in dieser Hinsicht Differenzen bestehen. Thatsächlich steht für eine Anzahl Fälle fest, dass in denselben Elementarorganen die gleichen Stoffe sowohl vorwärts als rückwärts wandern können, und vielleicht bewegen sich recht häufig verschiedene Stoffe in denselben Zellzügen gleichzeitig nach gerade entgegengesetzter Richtung. Diese Erfahrungen sprechen nicht gerade dafür, dass vermöge des Baues der einzelnen Elementarorgane einer Vorwärtsbewegung grössere Widerstände entgegenstehen, als einer Rückwärtsbewegung. Auf einige Experimente, welche auf einseitig begünstigte Bewegung durch Siebplatten deuten, möchte Briosi[4]) selbst keinen Werth gelegt wissen.

Durch das Zusammenwirken der für die Stoffwanderung maassgebenden Ursachen kommen allerdings Bewegungen nach den verschiedensten Richtungen

---

1) Weitere Beispiele finden sich in den Arbeiten über Stoffwanderung von Sachs u. A. Vgl. u. a. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 444.

2) Schulze (Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 33) ist deshalb im Irrthum, wenn er glaubt, aus der Anhäufung des Asparagins im hypocotylen Glied auf wesentliche Bildung jenes Stoffes ausserhalb der Cotyledonen schliessen zu müssen.

3) Vgl. de Bary, Anatomie p. 130. 4) Bot. Ztg. 1873, p. 334.

zu Stande, deren Realisirung, wie bemerkt, eher dagegen spricht, dass Elementarorgane vermöge ihrer Struktur (natürlich wird hier abgesehen von ihrer Thätigkeit) nach entgegengesetzter Richtung ungleich günstige Leitungswege vorstellen. So kann, wie schon in § 62 mitgetheilt wurde, eine Rückwanderung von Reservestoffen schon im Sommer erzielt werden, falls durch Entblättern ein Austreiben von Knospen bewirkt wird, und, soweit bekannt, vollzieht sich diese Auswanderung in denselben Bahnen, welche die plastischen Stoffe zu den Magazinirungsorten führten. Ebenso wird die Fähigkeit, sogar nach verschiedenen Richtungen Stoffe transportiren zu können, angezeigt durch die plastischen Stoffe, welche nach Wunden oder nach beliebigen Stellen wandern, an denen Wachsthum hervorgerufen wurde.

Wie verwickelt auch immer das in § 62 angedeutete Spiel von Wechselwirkungen sein mag, so liegt doch in den oben genannten Fällen in dem mit Stoffumwandlungen verbundenen Wachsen die nächste Ursache für die Stoffwanderung, welche freilich selbst wieder eine Bedingung für die Fortdauer des Wachsens und damit dauernder Stoffbewegung ist. Bei solcher Gegenseitigkeit kann natürlich in anderen Fällen, sofern das Wachsen durch Mangel geeigneten Materiales sistirt war, eine Zufuhr von Nährstoffen die primäre Ursache des Wachsens werden. Oft aber tritt das Causalitätsverhältniss nicht bestimmt hervor. So ist es auch bei mannigfachen Erfolgen der Ringelung von Zweigen und Zweigstücken [1]), wobei zudem noch besondere, durch die Verletzung erzielte Eigenheiten mitwirken. Da aber diese Erfolge sich bis jetzt nicht in die bestimmenden Faktoren genügend zergliedern lassen, kann man auch nicht, wie es wohl geschehen, als einzige Ursachen Stoffwanderungsvorgänge ansprechen.

Wie das Wachsen, ist auch Aufspeicherung und Consum der Nährstoffe, sind überhaupt die Stoffwanderungsvorgänge vom spezifischen Entwicklungsgang des Organismus abhängig. Wenn so im jährlichen periodischen Gang des Pflanzenlebens eine Magazinirung von Reservestoffen erstrebt wird, zugleich aber ein zu ungewöhnlicher Zeit hervorgerufenes Austreiben von Knospen Nährmaterial in Anspruch nimmt, so tritt ein Konflikt zwischen zwei antagonistischen Bestrebungen ein, der an entblätterten Bäumen, wie der Erfolg lehrt, zu Gunsten der consumirenden Organe ausfällt. Ein solcher Widerstreit macht sich übrigens überall geltend, wo eine Nährstoffquelle gleichzeitig verschiedene Organe zu versorgen hat, so z. B. in einer Keimpflanze, deren Stengel und Wurzel Nahrung bedarf, und ebenso in der Pflanze, deren Früchte und perennirende Rhizome zugleich aus den producirenden Blättern Reservestoffe erhalten. In solchen normalen Vorgängen ist in den Eigenheiten des Entwicklungsganges dafür gesorgt, dass nicht die Thätigkeit eines zum Leben bestimmten Organes einem anderen Gliede des Körpers zum Nachtheil geräth. Nicht so unter abnormen Bedingungen. Beispielsweise sterben die zuerst entfalteten Blätter einer ohne Stickstoffnahrung in Wasser cultivirten Pflanze frühzeitiger als sonst ab, während ihnen die wanderungsfähigen Stickstoffverbindungen durch jugend-

---

1) Literatur bei Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392; Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878. Ferner de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 122; Hartig, Bot. Ztg. 1858, 1862 u. 1863. — Ueber einzelne Punkte wird im II. Bd. gesprochen werden.

lichere Organe entrissen werden. Ferner ist lange bekannt, dass in der Luft hängende saftige Pflanzen noch längere Zeit an der Spitze fortwachsen, während ihre älteren Theile schrumpfen [1]) und ausser Wasser auch Aschenbestandtheile [2]), sicher auch organische Stoffe, den damit sich ernährenden, sich entwickelnden Theilen liefern. Ueberhaupt vermögen thätigere und lebenskräftigere Organe disponibles Nährmaterial weniger thätigen oder dem Absterben entgegen gehenden Gliedern zu entziehen.

Die diosmirenden Körper. In welcher Form die löslichen Körper oder die Lösungsprodukte diosmiren, ist, wie schon in § 9 erörtert wurde, zur Zeit noch nicht festgestellt. Um sich anzusammeln, darf ja die in der Zelle gegebene Lösung der Glycose nicht diosmiren. Glycose oder andere gelöste Stoffe müssen aber deshalb noch nicht nothwendigerweise eingreifende Metamorphosen erfahren, um in die Plasmamembran passirende Körper überzugehen. Denn solches könnte möglicherweise schon mit Zertrümmerung von Molekülaggregaten erreicht werden, welche in Lösung bestanden und sich nach Durchwanderung wieder bildeten. Denkbar wäre ferner, dass gleichsam eine mechanische Durchpressung der gelösten Moleküle durch die Grenzschicht des lebensthätigen Protoplasmas zu Wege käme, in analoger Weise, wie solches als Thatsache beim Eindringen von Stärkekörnern und anderen festen Körpern in das Protoplasma beobachtet werden kann.



Fig. 35. Junge Keimpflanze von Zea mais im medianen Längsschnitt.

Da Glycose in Zellen der Wanderungsbahnen sich reichlich anhäuft, ist es natürlich nicht auffallend, wenn jene in Zellen der Zwiebeln und anderen Pflanzen als Reservematerial sich ansammelt, und wenn Einwanderung oder Auswanderung durch Glycose vermittelt wird [3]). Um Stärke in diosmirende Form zu bringen, ist eine lösliche Produkte liefernde Metamorphose unerlässlich. Mit der Umwandlung in Glycose ist aber der thatsächlich diosmirende Körper nicht eher präcisirt, als bis für jene die Art des osmotischen Durchgangs durch das Hyaloplasmahäutchen ermittelt ist. Einen bestimmten Aufschluss gewährt auch nicht das interessante Verhalten der Keimpflanzen von Zea mais (vgl. Fig. 35) und Triticum vulgare, welches Sachs [4]) kennen lernte. Im Endosperm (*e*) der Samen dieser Pflanzen bildet sich Glycose, im leitenden Gewebe des Schildchens (*s*) aber tritt Stärke reichlich auf, während in den Epithelzellen des Schildchens weder Stärke noch ein Kupferoxyd reducirender Körper zu finden ist. Ein solcher könnte übrigens hier, wie in anderen unterbrochenen Wanderungsbahnen, in einer für den Nachweis unzureichenden Menge vorhanden sein. Beiläufig bemerkt, pflegt die wandernde Stärke kleinkörniger, öfters sogar sehr viel feinkörniger zu sein, als die für längeren Aufenthalt in den Zellen bestimmte Stärke.

Bei manchen Pflanzen sind Tropfen von fettem Oel, in analoger Weise wie Stärkekörner, in den Zellen der Wanderungsbahnen zu finden. So ist es u. a. bei Allium cepa, wo nur in der das Endosperm aussaugenden Spitze, ferner am basa-

---

1) Lit. bei de Candolle, Pflanzenphysiolog. 1833, Bd. I, p. 176. Dahin gehört auch das in § 21 erwähnte Schrumpfen einer Kartoffel bei Entwicklung ihrer Triebe.

2) Festgestellt von C. Sprengel, Die Lehre vom Dünger 1839, p. 47. — Hierher gehört auch der Stoffumtrieb, welcher in Kartoffeln sich abspielt, die beim Austreiben im Dunklen wiederholt Knollen bilden. Schacht, Bericht über die Kartoffelpflanze 1856, p. 6; Hanstein, Sitzungsb. d. niederrhein. Ges. 13. Febr. 1871 u. a. — Theilweise wenigstens gehört hierher auch eine von Unger (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1852, Bd. 9, p. 885) u. Prillieux (Compt. rend. 1870, Bd. 71, p. 81) beobachtete Erscheinung. Erheblich gewelkte Blätter werden nämlich unter Mitwirkung der sich als Gleichgewichtszustand herstellenden Wasservertheilung, ohne Aufnahme von Wasser in die abgetrennten Zweige, wieder straff, wenn diese in dampfgesättigte Luft gebracht werden.

3) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1862, p. 328.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 249, u. Flora 1863, p. 71.

len Theil des Samenlappens etwas Glycose vorhanden ist, diese und ebenso Stärke aber in dem langen zwischenliegenden Theil des Samenlappens fehlen, dessen leitende Parenchymzellen während der Ueberführung der Reservestoffe in die Keimpflanze reichlich Oeltropfen führen[1]. Auch bei Keimung von Ricinus sind die bei Ueberführung von Reservestoffen nothwendig zu durchlaufenden Gewebe in den Cotyledonen ölführend, und ebenso scheint fettes Oel in der Pinie und manchen anderen Keimpflanzen die Wanderung der als Reservematerial aufgespeicherten Fette zu vermitteln[2]. Ob hier das Oel als solches oder ob ein Stoffwechselprodukt desselben von Zelle zu Zelle übergeht, ist noch fraglich. Ein Durchtritt von Oel durch Zellwand wäre immerhin möglich, sofern das imbibirende Wasser durch jenes verdrängt wird, und eine solche Imbibition durch wachsartige Stoffe geschieht ja thatsächlich bei der Ausbildung der Cuticula[3].

Ueber die Form, in welcher Proteinstoffe aus und in Zellen gelangen, bestehen gleichfalls noch Zweifel. Die Proteinstoffe diosmiren schon durch Zellwände verhältnissmässig schlecht, und in wie weit Peptone gut diosmirende Körper sind, ist noch fraglich (§ 59). Bemerkenswerth ist übrigens die schon § 9 mitgetheilte Bemerkung Nägeli's, dass Gährthätigkeit, sowie alkalische Reaktion der umgebenden Flüssigkeit, den Austritt von Proteinstoffen aus Hefezellen begünstigen, denn möglicherweise sind allgemeine Bedingungen für Uebergang von Eiweissstoffen in andere Zellen durch die in der lebendigen Pflanze gebotenen Zustände und Thätigkeiten gegeben. Die Eiweissstoffe dürften wohl, so möchte ich glauben, vielfach ihren Weg bis zur Zellhaut finden, indem sie, durch molekulare Anziehungskräfte getrieben, sich gleichsam mechanisch zwischen die constituirenden Micellen der Plasmamembran drängen. Die Zellhaut gestattet immerhin merklichen Durchgang, und vielleicht ermöglicht die Quellung jener, dass bei der Befruchtung plasmatische Massen sich direkt durch die Wandung des Pollenschlauches drängen können[4].

Die Gleichzeitigkeit von Bildungs- und Rückbildungsprozessen in derselben Pflanzenzelle ist keineswegs etwas Unerhörtes. In den Chlorophyllkörnern u. a. entsteht auch Stärke, während zugleich Lösungsprodukte dieser auswandern. Ob die mit der Stoffwanderung verbundenen Umwandlungen vielleicht räumlich getrennt in der Zelle verlaufen, wozu ja in dieser die Möglichkeit geboten wäre, lässt sich aus den bekannten Thatsachen nicht entscheiden. Die Bildung von Stärke scheint im Protoplasma, wie im Zellsaft möglich zu sein, und wenn auch gelegentlich sich Stärkekörner mechanisch aus dem Protoplasma in den Zellsaft drängen, so ist ein derartiger Wechsel doch offenbar kein Vorgang, welcher immer mit der Verwandlung der Stärke in genetischer Beziehung steht. Nach Dehnecke[5] verfallen übrigens Stärkekörner der Lösung, nachdem sie aus gewissen desorganisirt werdenden Chlorophyllkörnern, durch ein Platzen dieser, in das Protoplasma gelangen. Ein mechanischer Uebergang von Proteinstoffkrystalloiden aus dem Protoplasma in den Zellsaft vollzieht sich nach van Tieghem[6] in den Sporangienträgern von Mucor. Doch hat dieses eine Lösung der Krystalloide nicht zur unmittelbaren Folge, da jene erst späterhin, offenbar mit Abnahme des Nährstoffvorrathes, verschwinden.

Eingreifende Faktoren. Wasserströmungen und alle mechanischen Bewegungen wirken bei der Stoffwanderung in analogem Sinne wie bei der Stoffaufnahme begünstigend ein (§ 12). Durch erzielte Strömungsbewegungen wird natürlich in kürzeren Elementarorganen, wie auch in Sieb- und Milchröhren, eine Mischung bedeutend gefördert werden. In solchem Sinne sind natürlich auch Schwankungen der Gewebespannung thätig, während es fraglich ist, ob durch diese ausserdem Erfolge in der Stoffwanderung anders als auf indirektem Wege, z. B. indem Wachsthumsvorgänge von der Spannung abhängen, erzielt werden. Jedenfalls ist die Annahme von G. Kraus[7] unhaltbar, nach welcher die Querspannung wesentlich entscheiden soll, dass plastische Stoffe aus den Blättern ihren Weg abwärts oder aufwärts im Stengel nehmen. Auch hinsichtlich der Wulstbildungen an Stäm-

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, p. 57.
2) Vgl. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 213 u. 251.
3) Vgl. auch Hofmeister, Zelle 1867, p. 226.
4) Strasburger, Ueber Befruchtung u. Zelltheilung 1877, p. 58.
5) Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörner 1880, p. 23, 38 u. a.
6) Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 24.
7) Bot. Ztg. 1867, p. 137.

men, welche durch Umlegen eines eng angepressten Eisenringes in ähnlicher Weise, wie durch Ringelung erzielt werden kann [1]), ist es noch fraglich, in wie weit die Ursache in gehemmter Nährstoffleitung oder in anderen Verhältnissen zu suchen ist.

Spezielle Fälle.

§ 66. Da in der allgemeinen Darstellung der Stoffwanderungsvorgänge auf spezielle Verhältnisse, sowie auf Vorkommen der Reservestoffe keine besondere Rücksicht genommen werden konnte, so soll in Folgendem einiges in dieser Hinsicht nachgetragen und zugleich die auf Spezialfälle bezügliche Literatur genannt werden.

Zur Ernährung bestimmte Stoffe können bekanntlich in den verschiedensten Organen in mehr oder weniger grosser Menge sich ansammeln, um früher oder später zur Verwendung zu kommen. Ein principieller Unterschied zwischen Stoffen, die nur vorübergehend sich ansammeln, und anderen, die eine längere Ruhezeit durchzumachen haben, besteht nicht. Denn wie letztere unter besonderen Verhältnissen zu frühzeitiger Verwendung gebracht werden, kann die zeitliche Dauer jener normalerweise transitorischen Bildung ausgedehnt werden, wenn das angestrebte Wachsthum der consumirenden Organe verhindert wird. Natürlich müssen alle Pflanzen und abgelösten Pflanzentheile, welche erst nach Erreichung eines gewissen Entwicklungsgrades sich selbst ernähren können, das zu solcher Entwicklung nöthige Material von plastischen Reservestoffen in sich enthalten. Die Ansammlung und die Verwendung solcher Reservestoffe ist selbstverständlich von dem Entwicklungsgang der Pflanzen abhängig und wird mit diesem zu einem periodischen Vorgang.

Gewöhnlich ist in den Pflanzen mehr Reservematerial aufgespeichert, als zur ersten Entwicklung durchaus erforderlich ist. Deshalb lassen sich auch nach partieller Entfernung der Samenlappen oder des Endosperms aus den Samen der Bohne, des Mais u. a. noch Pflanzen erziehen [2]). Dasselbe gilt auch für Samen, die, weil unreif geerntet, nur einen Theil derjenigen Reservestoffe enthielten, welche sich normalerweise in ihnen ansammeln [3]). Indess macht sich in dem langsamen Keimen und dem fernerhin oft erheblichen Zurückbleiben der Pflanzen deutlich bemerklich, wie wesentlich zur Kräftigung und zu günstigem Gedeihen ein grösserer Vorrath von Reservematerial ist. Eine zu weite Entziehung dieses kann demgemäss auch ein Zugrundegehen der Keimpflänzchen nach sich ziehen. Das trifft u. a. jedenfalls als Regel zu für die ihres Endosperms ganz beraubten Embryonen der Getreidearten, welche ein gewisses

---

1) Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 28; Hartig, Bot. Ztg. 1862, p. 82.

2) Solche Versuche wurden schon angestellt von Malpighi, Opera omnia 1687, I, p. 109, u. Opera posthuma 1698, p. 86. — Aeltere Lit. vgl. Treviranus, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 594. Weitere Versuche aus jüngerer Zeit finden sich: Sachs, Keimung d. Schminkbohne, in Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 84, u. Bot. Ztg. 1862, p. 148; van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1873, V sér., Bd. 17, p. 206; Blociszewski, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 146; G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 28. Aus letzterer Schrift ist Näheres zu erfahren.

3) Literatur bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 339. Ausserdem Sagot, Botan. Jahresb. 1874, p. 831.

Wachsen auf Kosten der in ihnen vorhandenen Nährstoffe ausführen. Ebenso verhält sich nach Sachs Phaseolus multiflorus nach Beraubung beider Samenlappen, während G. Haberlandt nach solcher Operation den Embryo von Helianthus annuus zu einem, wenn auch kümmerlichen Pflänzchen sich entwickeln sah. Man erhält übrigens entsprechende Resultate, wenn der Versuch mit Knospen, z. B. mit Kartoffelaugen angestellt wird, indem diese isolirt oder im Verbande mit grösseren oder kleineren Stücken der Knolle verwandt werden.

Der Regel nach wird nach Obigem unter normalen Verhältnissen schon vor Verbrauch der Reservestoffe durch Kohlenstoffassimilation weiteres plastisches Material in Keimpflanzen zur Verfügung stehen. Bevor indess die producirten Stoffe sich merklich ansammeln, stellt sich häufig, insbesondere bei Pflanzen, deren Samen wenig Reservestoffe führen, eine Uebergangszeit ein, in welcher nur geringere Mengen disponibler Nährstoffe in der Pflanze zu finden sind[1]. Beim Austreiben von Bäumen, Zwiebeln und Knollen tritt eine so vorübergehende Nahrungsarmuth in der Pflanze der Regel nach nicht auffallend ein. Die Bäume enthalten nach der Belaubung genügend Reservematerial[2], um nach Verlust der Blätter nochmals Knospen zur Entwicklung bringen zu können, und die Kartoffelknolle behält nach Entwicklung der Pflanze noch eine ziemliche Menge von Reservestoffen, welche durch die Stolonen in die sich ausbildenden jungen Knollen wandern[3].

Die Reservestoffe sind nicht immer in solchem Verhältniss vereint, dass gleichzeitig ein Consum aller zusammenwirkenden Körper erreicht wird. In den Samen der Lupinen und ebenso anderer Leguminosen findet sich verhältnissmässig zu wenig stickstofffreies Material, da in den Keimpflanzen Asparagin massenhaft angehäuft bleibt, wenn die Produktion organischer Substanz gehindert wird (§ 60). In den Samen von Raphanus sind die Aschenbestandtheile unzureichend, und deshalb kamen, wie Godlewski[4] fand, die in Nährlösung cultivirten Keimpflanzen weiter als die in reinem Wasser erzogenen, sowohl bei Entwicklung im Dunklen, als auch in kohlensäurefreier Luft am Licht. Dass unter den Aschenbestandtheilen Kalk unzureichend sein kann, lehren früher (§ 51) mitgetheilte Experimente von Stohmann und von Böhm, in welchen Keimpflanzen bei Zufuhr von Kalksalzen sich weiter entwickelten, als in reinem Wasser. Im Kleesamen sind übrigens nach de Vries[5] Aschenbestandtheile in verhältnissmässig genügender Menge vorhanden.

Zu den verbreitetsten stickstofffreien Reservestoffen gehört die Stärke, welche sowohl in saftig bleibenden, als auch in austrocknenden Pflanzentheilen vorkommt. Besonders in letzteren ist Oel mit oder ohne Stärke häufig. Nach Nägeli[6] führen die Samen von ungefähr $^{9}/_{10}$ der Pflanzenarten Oel und auch in Sporen der Cryptogamen findet sich dieses sehr gewöhnlich, während Oel in saftig bleibenden Pflanzentheilen als vorwiegender Reservestoff seltener ist, z. B. in den Knollen von Cyperus esculentus massenhaft auftritt. In Samen treten im Allgemeinen lösliche Kohlehydrate zurück, die in saftigen Pflanzentheilen sich oft reichlich ansammeln. Rohrzucker kommt ausser in den Zuckerrüben u. a. vor in den perennirenden Stamm- und Wurzeltheilen von manchen Umbelliferen, Labiaten, Myrsi-

1) Belege finden sich in den die Stoffwanderung der Keimpflanzen behandelnden Arbeiten.
2) Vgl. Schröder, Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 148.
3) de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 671.
4) Bot. Ztg. 1879, p. 99. 5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 510.
6) Die Stärkekörner 1858, p. 536.

phyllum, Rubia u. a. Glycose ist Reservematerial in Zwiebeln von Allium cepa, Ornithogalum arabicum, ferner in unterirdischen Theilen von Arten des Genus Primula und Globularia [1]). In vielen Fällen ist Glycose mit Stärke oder Rohrzucker vereint zu treffen. Inulin ist auf einige Pflanzenfamilien beschränkt, es findet sich namentlich in Compositen, ferner in Campanulaceen, Lobeliaceen, Goodeniaceae, Stylidiaceae [2]) und nach Penzig [3]) in der Wurzel von Drosophyllum lusitanicum. Vorwiegend findet sich Inulin in unterirdischen Theilen, wurde jedoch von G. Kraus auch in oberirdischen Stammtheilen von Cacalia und Kleinia und in den Blättern von Selliera nachgewiesen. Oefters fehlt nach Prantl das Inulin einjährigen Compositen und verschwindet in zweijährigen häufig mit der Blüthezeit. Wesentlich funktionirt offenbar Inulin als Reservematerial, doch könnte es nach den Beobachtungen von Kraus auch wohl als wandernder Stoff auftreten. Ein Vorkommen von Inulin in zum Austrocknen bestimmten Pflanzenorganen ist nicht bekannt. Cellulose ist als Reservestoff bisher nur in Samen (Phönix) ermittelt worden. Die wesentlichen stickstoffhaltigen Reservestoffe in Samen sind Proteinstoffe, während, wie schon früher (§ 59) mitgetheilt ist, in saftigen Pflanzentheilen neben Eiweissstoffen oft sehr reichlich andere Stickstoffverbindungen, insbesondere Amide, gefunden werden.

In nicht austrocknenden Pflanzentheilen ist, ausser den leicht löslichen Kohlehydraten, auch das Inulin stets gelöst vorhanden, ebenso finden sich die Proteinstoffe zum guten Theil gelöst vor. In den trockenen Samen sind die Proteinstoffe wesentlich in den amorphen oder Krystalloide einschliessenden Proteinkörnern separirt, und in gewissen Einschlüssen dieser, den Globoiden, ist Magnesia, Kalk und eine gepaarte Phosphorsäure im Verein mit organischer Substanz reichlich vorhanden [4]). Diese Globoide, ebenso amorphe Proteinkörner, sind bisher nur in austrocknenden Reservestoffbehältern bekannt, während Krystalloide auch in saftigen Pflanzentheilen vorkommen [5]).

Keimung der Samen.

Ausgezeichnete durchsichtige Beispiele für Wanderung der Reservestoffe liefert die Entwicklung von Keimpflanzen. Ohne hier auf die Quellung und andere Keimungsvorgänge einzugehen [6]), kann auch nur kurz auf die mit spezifischen Eigenheiten der Keimpflanzen etwas abweichenden Stoffwanderungsvorgänge hingewiesen werden. Die Reservestoffe sind bekanntlich entweder in dem Embryo, und hier namentlich in den Cotyledonen aufgespeichert, oder finden sich zum grösseren oder geringeren Theil im Sameneiweiss. Die Samen-

---

1) Vgl. Sachsse, Die Farbstoffe, Kohlehydrate u. s. w. 1877, p. 194 u. 229; G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 604.

2) Vgl. Prantl, Das Inulin 1870 u. G. Kraus, Bot. Ztg. 1877, p. 330. — Ueber Laevulin vgl. Sachsse l. c., p. 133; Dieck u. Tollens, Annal. d. Chem. 1879, Bd. 198, p. 228.

3) Unters. über Drosophyll. lusitanic. Breslau 1877.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 429. Zuckerphosphorsäure als Bestandtheil der Globoide (l. c. p. 475) ist mir selbst sehr zweifelhaft. Vielleicht findet sich in derselben, wie in den Krystalloiden, gleichfalls ein Magnesiavitellat, wie das Schmiedeberg (Zeitschr. f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 207) angibt.

5) In manchen Kartoffeln finden sich Krystalloide offenbar als Reservematerial und treten nach Sorauer (Jahrb. f. Agrikulturchem. 1868—69, p. 221) auch als transitorische Bildung in jungen Trieben auf. Vielleicht entspricht auch die Entstehung von Krystalloiden in Mucorineen (van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 25) einer vorübergehenden Ausscheidung von plastischem Material. Als Reservematerial funktioniren nach Klein (Flora 1880, p. 67 u. 70) Krystalloide in einigen Algen.

6) Näheres bei Nobbe, Samenkunde 1876, u. G. Haberlandt, Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 1 ff. — Zahlreiche Abbildungen von Keimpflanzen bei Tittmann, Keimung d. Pflanzen 1821.

lappen sind entweder dazu bestimmt, mit der Entfaltung als grüne Blätter zu funktioniren, oder dienen nur als Reservestoffbehälter oder als Saugorgane, welche den Uebergang der plastische Stoffe aus dem Sameneiweiss vermitteln. In derselben Familie können übrigens Arten vereint sein, deren endospermfreie Samen theilweise ergrünende, theilweise nicht ergrünende Samenlappen besitzen. Das letztere trifft u. a. für Phaseolus zu, während die gleichfalls den Papilionaceen zugehörende Lupine ergrünende Cotyledonen hat (Fig. 36). Letztere treten immer über den Boden, die nicht ergrünenden bleiben dagegen zum guten Theil im Boden verborgen.

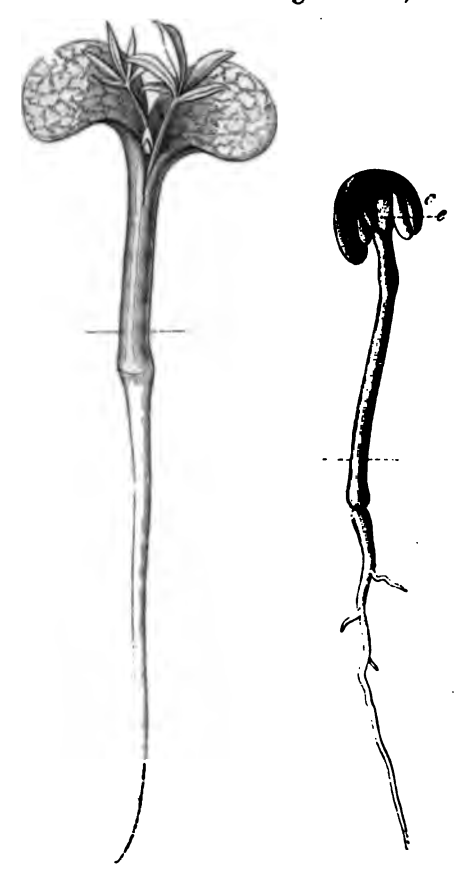


Fig. 36. Keimpflanze von Lupinus luteus. Durch den punktirten Horizontalstrich ist das Niveau des Culturbodens angedeutet.

Fig. 37. Keimpflanze von Mirabilis Jalapa.

Die Ueberführung von Nährstoffen aus dem Sameneiweiss wird durchgehends durch Cotyledonen vermittelt. Diese (*c* in Fig. 37) umfassen bei Mirabilis Jalapa das Endosperm (*e*) wie eine hohle Hand, und weiterhin entfaltet sich der als Saugorgan wirksame Samenlappen als grünes Laubblatt. Die gleichfalls ergrünenden Samenlappen von Ricinus streifen das Endosperm ab, von welchem sie wie von einer Tasche umfasst wurden. Ebenso zieht sich die Spitze des als Laubblatt funktionirenden Cotyledons von Allium cepa aus dem Sameneiweiss, nachdem sie aus diesem die Reservestoffe in die Pflanze übergeführt hat. Bei Mais und anderen Gramineen ist der Samenlappen als ein Schildchen (*s* in Fig. 35 p. 335) entwickelt, welches die Nährstoffe aus dem Endosperm (*e*) aufzunehmen und nur als Saugorgan zu funktioniren hat. Während hier das Schildchen sich nicht wesentlich vergrössert, wächst die Spitze des Samenlappens der Dattel während des Aussaugens des Endosperms allmählich zu einem fast den ganzen Samen erfüllenden Saugorgan heran.

Hinsichtlich der Ueberführung der Reservestoffe kommen im Allgemeinen die in § 62 erwähnten Wechselwirkungen in Betracht. Speziell für die Ausnutzung des Sameneiweisses bestehen spezifische und graduelle Unterschiede in der Art, dass in gewissen Samen das Endosperm schon durch eigene Thätigkeit diejenigen Stoffmetamorphosen vollzieht, durch welche wanderungsfähiges Material geschaffen wird, während es zu diesem Zwecke in anderen Samen vom Embryo ausgehender Wirkungen bedarf. Eine Eigenthätigkeit des Endosperms

gibt sich bei Ricinus schon durch das Wachsen desselben[1]) und durch eine transitorische Stärkebildung kund, Vorgänge, welche nach van Tieghem[2]) auch in dem vom Embryo befreiten Endosperm sich vollziehen, wenn es unter geeignete Entwicklungsbedingungen gebracht wird. Dagegen konnte van Tieghem unter gleichen Verhältnissen im abgelösten Endosperm von Mirabilis longiflora, Canna aurantiaca, Aucuba japonica und Phoenix dactylifera eine Veränderung nicht finden.

In den Samen der letztgenannten Pflanzen, ebenso im Mais und in Getreidearten, macht sich eine vom Embryo ausgehende Wirkung darin bemerklich, dass die bezüglichen Stoffumwandlungen am Saugorgan beginnen und von diesem aus in das Endosperm vorrücken[3]). Zwar mögen hierbei in den Endospermzellen ausgelöste Aktionen mehr oder weniger mitspielen, immerhin kann es nicht zweifelhaft sein, dass fermentartig wirkende Stoffe vom Saugorgan aus in das Sameneiweiss secernirt werden. Sicher ist dieses für Mirabilis Jalapa nach Experimenten van Tieghem's[4]), in welchen die Entwicklung von Keimpflanzen verglichen wurde, die ihres Endosperms beraubt waren und zum Theil an dessen Stelle in die Höhlung des saugenden Samenlappens (vgl. Fig. 37) 1) nur Brei aus zerriebenem Sameneiweiss derselben Pflanze, oder 2) von Buchweizen, oder 3) auch von Kartoffelstärke erhielten. Der genannte Forscher konnte dabei an der Kontaktfläche mit dem Samenlappen an den Stärkekörnern Lösungserscheinungen, wie im normalen Endosperm bemerken. Ausserdem machte sich eine Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe in der erheblich geförderten Entwicklung bemerklich, welche die mit todten Massen ernährten Keimpflanzen, gegenüber den nicht gefütterten Pflanzen, darboten, eine Entwicklung, welche begreiflicherweise nicht so günstig wie in normal ernährten Keimpflanzen ausfiel[5]). Bei der Dattel muss ein Zellhaut lösender Stoff ausgeschieden werden, der indess, dem Fortschreiten der Lösung nach zu urtheilen, nur in der Nähe des Saugorganes wirksam ist, dessen allmähliche Vergrösserung aber die gänzliche Ausnutzung des Endosperms gestattet (Näheres bei Sachs). Uebrigens kann auf Grund der wenigen bisherigen Erfahrungen mit van Tieghem noch nicht allgemein eigne Aktivität nur für die öligen, passive Ausnutzung durch secernirte Fermente für alle stärkereichen Endosperme gefolgert werden. Zudem sind, da es sich um Wechselwirkung lebendiger Organe handelt, alle die Verwicklungen möglich, welche in § 62 angedeutet wurden.

Wie in einzelnen Pflanzen sich die Stoffwanderungsvorgänge abspielen, muss in den unten verzeichneten Arbeiten nachgesehen werden. Erwähnt sei hier nur noch, dass, ausser

---

1) Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 257.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI sér., Bd. 4, p. 183.

3) Bei Ricinus beginnen nach van Tieghem (l. c. p. 186) die Umwandlungen im Endosperm an der Peripherie, ergreifen aber schnell das ganze Sameneiweiss. In stärkeführenden Cotyledonen bemerkte Baranetzky (Die stärkeumbildenden Fermente 1878, p. 58) eine centripetal fortschreitende Lösung der Stärke. Uebrigens macht sich auch in anderen Fällen eine von dem Stiele des Cotyledons fortschreitende Metamorphose der Reservestoffe im Samenlappen bemerklich. (Vgl. z. B. Sachs für Schminkbohne, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 90.)

4) Annal. d. scienc. naturell. 1873, VI sér., Bd. 17, p. 216.

5) Nach Blociszewski (Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 155) nehmen auch Embryonen des Roggens aus einem Brei des Endosperms derselben Pflanze Nahrung auf.

[illegible] Papilionaceen, auch in Mimosa pudica und Acacia lophantha[1]) Asparagin die Translocation eines Theiles der stickstoffhaltigen Stoffe vermittelt. In geringem Grade trifft solches auch bei Tropaeolum zu[2], während in anderen Keimpflanzen zu jeder Zeit nur kleine Mengen von Asparagin zu finden sind.

Von mikrochemischen Untersuchungen über Stoffwanderung beim Keimen von Samen sind zu nennen: Sachs, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 57 (Schminkbohne); Bot. Ztg. 1860, p. 177 (ölhaltige Samen); ebenda 1862, p. 145 (Gräser); ebenda 1862, p. 264 (Dattel); ebenda 1863, p. 57 (Allium cepa); Zusammenfassung in Jahrb. f. wiss. Botanik 1863, Bd. 3, p. 183. — Hofmann, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1865, p. 133 (Weizen und Klee). Roestel, ebenda 1868—69, p. 229 (Roggen). Pfeffer l. c. (Leguminosen). Gressner, Bot. Ztg. 1874, p. 801 (Cyclamen). De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 465 (Klee) u. ebenda 1878, Bd. 7, p. 19 (Kartoffel). — Makrochemische Analysen separirter Theile von Keimpflanzen liefern einige der § 56 genannten Arbeiten.

Auswanderung der in chlorophyllführenden Organen producirten Stoffe.

Die Stoffwanderung, durch welche aus den Blättern die Produkte der Kohlenstoffassimilation durch den Blattstiel in den Stengel und weiter geführt werden, bietet keine hervorragenden Eigenthümlichkeiten, welche hier einer besonderen Besprechung bedürften[3].

Mit dem Herannahen des Herbstes wandern, wie schon bemerkt wurde (§ 64), merkliche Mengen von Stickstoffsubstanz und gewissen Aschenbestandtheilen aus den Blättern aus. Wie im Näheren durch Sachs[4]) beobachtet wurde, werden mit oder auch schon vor dem Vergilben die Chlorophyllkörner desorganisirt, indem sich zugleich ihre Grundmasse in dem Protoplasma vertheilt. Gleichzeitig treten gelbliche, ölartige Tropfen in den Blattzellen auf, deren Stärke verschwand. Uebrigens bewahren nach den Beobachtungen von Sachs die Schliesszellen der Spaltöffnungen bei dieser herbstlichen Entleerung, wie auch in hungernden Pflanzen, ihre Stärkekörner, und nach Briosi[5]) führen die Siebröhren länger als das Blattparenchym Stärke, ja verlieren diese zuweilen nicht vollständig. Mehr oder weniger ähnliche Auswanderungen kommen, wie schon mitgetheilt wurde (§ 64), bei Sommerdürre zu Wege, ebenso auch wenn ein Blatt oder die ganze Pflanze im Dunklen gehalten wird.

Früchte.

Den Früchten werden entweder alle plastischen Stoffe von den producirenden Organen aus zugeführt, oder sie können auch, wenn sie chlorophyllführend sind, nebenbei durch Kohlenstoffassimilation organische Substanz produciren. In ausreichendem Maasse geschieht dieses wohl in keiner Frucht, und selbst in chlorophyllreicheren Früchten scheint solche Eigenproduktion wenig Bedeutung

1) Pfeffer, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1873, p. 788.
2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 561.
3) Vgl. u. a. Sachs, Flora 1862, p. 316, 326.
4) Flora 1863, p. 200. — Vgl. auch Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abth. 1, p. 484. — Ueber die Bildung der Ablösungsschicht ist ferner Mohl's Abhandlung nachzusehen Bot. Ztg. 1860, p. 1.
5) Bot. Ztg. 1873, p. 343.

zu haben, da u. a. Müller-Thurgau[1]) Weintrauben eine gute Ausbildung erreichen sah, als die Blüthenstände bald nach dem Abblühen durch Einführen in dunkle Kästen dem Lichte entzogen wurden.

Die Wanderungsbahnen sind im Allgemeinen durch die früher mitgetheilten Regeln gekennzeichnet. In die sich ausbildenden ovula werden die Stoffe allein oder wesentlich durch den funiculus geführt, der sich entwickelnde Embryo dürfte aber auch mit seiner ganzen Oberfläche Nährstoffe aufnehmen und muss ja in vielen Fällen zuvor entstandenes Endosperm aussaugen und verdrängen. Die Einwanderung von Nährstoffen beginnt mit der Weiterentwicklung des befruchteten Pistills. Innerhalb der Fruchtstände dauern, wie schon § 64 mitgetheilt ist, die Translocationen bis zur Reife fort und werden auch noch in abgetrennten Fruchtständen und Früchten fortgesetzt. Dem entsprechend gehen auch in den letzten Entwicklungsstadien noch Metamorphosen in den Früchten vor sich. So verwandelt sich die massenhaft angehäufte Stärke in fettes Oel auch in den nicht ganz reif aus den Carpellen entnommenen Samen von Paeonia[2]), und in unreif gepflückten Aepfeln, Birnen u. dgl. machen sich die stofflichen Umwandlungen bekanntlich durch den Geschmack bemerklich.

Ohne weiter auf diese Metamorphosen einzugehen, sei hier bemerkt, dass die ziemlich zahlreichen Untersuchungen über reifende Aepfel, Birnen und Trauben[3]) noch unentschieden lassen, ob die endliche Verminderung der Säure durch Neutralisation oder Verarbeitung erreicht wird, da nur genauere Bestimmungen über die Menge freier Säure vorliegen. Uebrigens ist eine Verarbeitung der Säuren nicht gerade unwahrscheinlich, da in unreifen Trauben vorhandene Glycolsäure weiterhin verschwindet (§ 61). Auch der Gehalt an Gerbsäure nimmt in Weintrauben nach den Beobachtungen von Mach[4]) und Haas[5]) mit der Reife erheblich ab. In den saftigen Früchten dient übrigens die Anhäufung von organischen Nährstoffen im Fruchtfleisch anderen Zwecken, als das in dem Samen aufgespeicherte Reservematerial.

Als stickstofffreies Material wird in den zu den Früchten führenden Wanderungsbahnen gewöhnlich Stärke oder Glycose getroffen[6]). Bei Oliven ist nach Beobachtungen von de Luca (vgl. § 56) vielleicht Mannit bei der Translocation betheiligt. Für die Einwanderung stickstoffhaltiger Stoffe dürften wohl Amide ausser Eiweissstoffen in Betracht kommen, da jene auch in Blüthen und jungen Fruchtständen sich, wie es scheint, häufig finden. Hinsichtlich des Asparagins

---

1) Botan. Jahresb. 1877, p. 715. — Vgl. auch die mit anderen Pflanzen angestellten Versuche von Sachs in Bot. Ztg. 1865, p. 117.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 510.

3) Literatur und eigene Untersuchungen bei O. Pfeiffer, Chem. Unters. über das Reifen d. Kernobstes 1876.

4) Botan. Jahresb. 1877, p. 716.

5) Chem. Centralblatt 1878, p. 700. — Aehnliches beobachtete vielleicht in verschiedenen Früchten Buignet (Annal. d. chim. et d. phys. 1861, III sér., Bd. 61, p. 284).

6) Vgl. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 230. Ferner Pfeffer, l. c.; Hilger, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 245 für Weintrauben. — Ueber Chlorophyllumwandlungen in Früchten vgl. G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 131; Millardet, Bot. Ztg. 1876, p. 733.

hat Borodin [1]) für Prunus padus, Sambucus racemosa, Cornus sanguinea u. a. Thatsachen bekannt gemacht, nach welchen jener Körper eine Rolle bei der Beförderung von plastischen Stoffen in Früchte und Samen spielen dürfte.

Knollen, Zwiebeln, Rhizome.

Hinsichtlich dieser brauchen besondere Eigenheiten nicht hervorgehoben zu werden. Dass da, wo Rohrzucker oder Inulin Reservestoffe sind, Glycose oder Kohlehydrate die Einwanderung, resp. Auswanderung vermitteln, ist schon bemerkt, ebenso dass Amide sich oft reichlich in Knollen u. s. w. finden und voraussichtlich auch beim Stofftransport zu oder aus den fraglichen Organen betheiligt sein dürften.

Von Literatur sei hier erwähnt: Sachs, Jahrb. f. wiss. Botanik 1863, Bd. 3, p. 219; Prantl, Das Inulin 1870. In den Arbeiten von de Vries (Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 216) über Kartoffel und (ebenda 1879, Bd. 8, p. 416) über Zuckerrübe ist die diese Pflanzen betreffende Literatur mitgetheilt.

Holzpflanzen.

Als Reservematerial sammelt sich Stärke, wie schon § 63 mitgetheilt ist, zunächst in den Wurzeln und, von diesen aus aufwärts fortschreitend, in den ausdauernden Stammtheilen an. Ausserdem werden aber auch für die erste Entwicklung dienende Reservestoffe in den Winterknospen abgelagert, und ein gewisser Vorrath verwendbarer Nährstoffe [2]) muss in jüngeren Zweigen vorhanden sein, da nach dem Abschneiden dieser, bei Ausschluss von Kohlenstoffassimilation, Wurzeln und Knospen einen immerhin nennenswerthen Entwicklungsgrad erreichen können. Zur Aufnahme von Reservestärke sind im Allgemeinen im Holzkörper, im Mark und in der Rinde lebendig bleibende Elementarorgane geeignet, und mit der spezifischen Vertheilung dieser ist auch die bei verschiedenen Pflanzen ungleiche Anordnung der Reservestoffe führenden Elementarorgane gekennzeichnet. Näheres ist dieserhalb in de Bary's Anatomie [3]) und den hier citirten Arbeiten nachzusehen. Bemerkt sei hier nur noch, dass von Gris [4]) das Mark von Betula alba, Quercus robur, Fraxinus u. a. bis zum 20. Jahre stärkeführend gefunden wurde, dass ferner Gris [5]) bei der Esche noch in 40 Jahre alten, bei der Eiche in 35 jährigen Holzlagen Stärke fand. Natürlich führen nur jüngeres Mark und jüngere Holzlagen Reservestärke, wenn diese Gewebesysteme kürzere Zeit lebendig bleiben.

In wie weit lösliche Kohlehydrate und andere stickstofffreie Stoffe in Baumstämmen als Reservematerial vorkommen, ist noch nicht näher verfolgt. Sachs [6]) fand Glycose in vorjährigen Zweigen von Aesculus Hippocastanum, auch fehlte

1 Bot. Ztg. 1878, p. 812. — Für Mandeln vgl. auch Portes, Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 922, u. 1877, Bd. 84, p. 1401.

2 Sachs, Flora 1862, p. 331; J. Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 305.

3 p. 418, 499, 128.

4 Annal. d. scienc. naturell. 1872, V sér., Bd. 14, p. 71, vgl. de Bary, Anatom. p. 418.

5 Compt. rend. 1866, Bd. 70, p. 603. Vgl. de Bary, Anatom. p. 526.

6 Flora 1862, p. 331.

nach Reichhardt[1]) bei einzelnen Individuen von Salix fusca, Tilia europaea und Betula alba Stärke gänzlich in Zweigen, die Stärke indess bildeten, als sie nach dem Abschneiden angetrieben wurden. Das Material, aus welchem Stärke entstand, wurde nicht festgestellt. Ungenügend ist auch noch das stickstoffhaltige Reservematerial ermittelt worden. Durch violette Färbung mit alkalischer Kupferlösung nachweisbare Eiweissstoffe scheinen in ruhenden Knospen, ferner im Cambium und in jungen Siebtheilen stets vorhanden zu sein[2]). Ueber Vorkommen von Amiden in Holzpflanzen liegen noch keine ausreichenden Untersuchungen vor. Da indess in Wurzeln von Robinia pseudacacia Asparagin reichlich gefunden wurde[3]), dürften Amide auch in Holzpflanzen als Reservematerial in Betracht kommen.

Die Ablagerung von Reservestärke beginnt nach Hartig[4]), welcher seine Beobachtungen an Waldbäumen anstellte, bei Ahorn Mitte Mai, bei Lärche im Juni, bei Eiche im Juli, bei der Kiefer erst im September. Die aufwärts vorrückende Stärkeablagerung erreicht dann die jüngeren Zweige bei Ahorn zu Anfang August, bei Lärche Anfang Oktober, bei Eiche Mitte September, bei Kiefer Mitte Oktober. Natürlich können äussere Verhältnisse diese Zeitbestimmungen stark modificiren und eventuell verhindern, dass die Stärkeablagerung bis in die Zweige vorrückt. Bemerkenswerth ist übrigens, dass im Anschluss an die Pflanzen, deren unterirdische Theile allein perenniren, bei den Bäumen wenigstens zunächst Reservematerial in den Wurzeln sich sammelt.

Die Stoffmetamorphosen können zwar schon vor merklichem Wachsen eintreten, da früher als dieses das Bluten des Ahorns nach Schröder[5]) seinen Anfang nimmt, indess beginnt doch erst mit dem Austreiben der Knospen eine ausgiebigere Wanderung des Reservemateriales. Bald macht sich dann ein Auswandern der Reservestärke bemerklich, das im Allgemeinen in umgekehrter Richtung wie bei der Ablagerung, also von den Zweigspitzen nach Stamm und Wurzel fortschreitet[6]). In aller Strenge wird freilich dieser Gang nicht eingehalten, und Reichhardt beobachtete auch sehr frühzeitig Lösung der Stärke in der Wurzel, bemerkt aber nicht, ob dieses mit dem Wiederbeginn des Wurzelwachsthums zusammenhing. Nach dem eben genannten Autor beginnt ferner die Lösung der Stärke nicht zugleich in den einzelnen Elementarorganen, und nach Schröder rückt diese Stärkemetamorphose vom Cambiumring aus gleichzeitig nach Rinde und Holz vor.

Mit Beginn des Dickenwachsthums werden auch in diesem Reservestoffe verbraucht, doch ist jenes gewiss nicht dauernd allein auf Reservematerial angewiesen, wie Hartig[7]) will, dessen Anschauung übrigens durch die angeführten Argumente durchaus nicht erwiesen wird. Ebensowenig wird nicht, der An-

---

1) Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 329.

2) Vgl. Sachs, Flora 1862, p. 331; auch Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 314.

3) Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871, p. 671.

4) Bot. Ztg. 1858, p. 332.

5) Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 129.

6) Hartig, Bot. Ztg. 1858, p. 332; Reichhardt, l. c.; Schröder, l. c. — Vgl. auch hinsichtlich der mit dem Austreiben der Knospen verbundenen Metamorphosen Sachs, Flora 1862, p. 331; Famintzin u. Borodin, Bot. Ztg. 1867, p. 385.

7) Bot. Ztg. 1858, p. 330; 1862, p. 75.

schauung Schröder's entsprechend, die in der Rinde abgelagerte Stärke allein beim Austreiben der Knospen, die im Holzkörper vorhandene nur im Dickenwachsthum Verwendung finden. Jedenfalls ist wenigstens das Reservematerial verschiedener Verwendung fähig, wie ja das mit Vernichtung der ersten Belaubung wiederholte Austreiben der Knospen unzweifelhaft darthut.

Kapitel VIII.

Athmung und Gährung.

§ 67. Als Athmung wird seit alten Zeiten ein Stoffwechsel im Organismus bezeichnet, in welchem Sauerstoff consumirt und Kohlensäure producirt wird. Auch in keiner lebendigen Pflanzenzelle fehlt, sofern überhaupt die Bedingungen für Thätigkeit erfüllt sind, dieser Athmungsstoffwechsel, welcher in dem bezeichneten Gasaustausch seinen Ausdruck findet. Aber auch dann, wenn der Zutritt von freiem Sauerstoff gänzlich abgeschlossen wird, schreitet dennoch in der lebendigen Zelle ein Kohlensäure abspaltender Stoffwechsel fort, die »intramolekulare Athmung«[1]. Diese steht aber in inniger genetischer Beziehung zur Sauerstoffathmung. Denn in den molekularen Umlagerungen, welche zur Abspaltung von Kohlensäure führen, ist auch die Ursache zu suchen, dass in der lebendigen Zelle sich fortdauernd Affinitäten zum freien Sauerstoff entwickeln und dieser demgemäss in den Stoffwechsel gerissen wird. Die intramolekulare Athmung dürfen wir also als die Ursache der Sauerstoffathmung ansprechen, gleichviel welcher Art im Näheren der keineswegs ganz klar gestellte Causalzusammenhang ist, hinsichtlich dessen auch noch Zweifel bestehen, ob der Sauerstoff direkt in den Kohlensäure abspaltenden Prozess oder in mit diesem verkettete Vorgänge gezogen wird.

Mit Rücksicht auf die Ausgangsstoffe und Endprodukte kann die Athmung in jedem Falle eine Verbrennung genannt werden, da nachweislich beim Eingriff des Sauerstoffs, unter Verbrauch von Stärke, Oel oder anderen Körpern, Kohlensäure und Wasser producirt werden. Welcher Art die Kette von Prozessen ist, durch welche diese Oxydation erzielt wird, ist für die Athmung, wie für gar viele Stoffmetamorphosen, nicht sicher bekannt. Voraussichtlich spielt sich der Athmungsprozess ganz und gar im lebendigen Protoplasma ab, vielleicht indem die Lösungsprodukte von Stärke u. s. w. in Verband mit Eiweissmole-

---

1) Diese Bezeichnung wählte ich im Anschluss an Pflüger (Archiv f. Physiologie 1871, Bd. X, p. 300), da mit dem von Botanikern benutzten Ausdruck »innere Athmung« in der Thierphysiologie der Gasaustausch im Innern des Körpers, zwischen Blut und den Organen, bezeichnet wurde.

külen treten und dauernde Zerspaltungen dieser mitwirken, oder indem irgendwie das lebendige Protoplasma die Zerreissungen und Vereinigungen von Affinitäten vermittelt.

Kohlensäure und Wasser sind schwerlich jemals die einzigen Produkte der Athmung, doch entzieht sich eben der Beobachtung, welche Stoffe in dem Athmungsvorgang oder gleichzeitig in anderen, vielleicht von diesem abhängigen Prozessen gebildet wurden. Aehnliche Schwierigkeiten tauchen hinsichtlich der intramolekularen Athmung auf, in welcher neben Kohlensäure Alkohol, organische Säuren und mannigfache andere Stoffe zum Vorschein kommen. Man kann hier nicht ohne weiteres entscheiden, ob die Entstehung dieser Körper direkt in den intramolekularen Bewegungen angestrebt wurde, welche überhaupt die Ursache der Athmung sind, oder ob jene sekundären Prozessen entsprangen, die bei genügender Zufuhr von Sauerstoff gar nicht zur Geltung kamen. In der That werden schwerlich sekundäre Prozesse mit dem Ausschluss des Sauerstoffs fehlen, da durch diesen ja, nach dem Gesetze der grösseren Verwandtschaft, frei werdende Affinitäten gesättigt werden, welche nunmehr nach anderen Richtungen hin anziehende Kräfte ausüben müssen. Die unzureichende Einsicht in die Einzelprozesse lässt es geboten scheinen, in Folgendem zunächst die sicher ermittelten Thatsachen zu behandeln, welche zumeist nur auf Ermittlung der Endprodukte und zum Theil der Ausgangsglieder gestützt sind.

Die Sauerstoffathmung.[1])

§ 68. Sehr zahlreiche Untersuchungen haben gelehrt, dass alle lebenden Pflanzen und Pflanzentheile athmen, und, sofern Sauerstoff geboten ist, dieser auch in den Stoffwechsel der gährungserregenden Spross- und Spaltpilze gerissen wird. So lange allgemeine Lebensbedingungen geboten sind, tritt überhaupt kein Stillstand der Athmung ein, die auch in mässigem Grade in ruhenden Organen, wie in Knollen, Zwiebeln u. s. w., fortschreitet und z. B. in ausgetrockneten Samen nur so lange stille steht, als das für Thätigkeit unentbehrliche Constitutionswasser den Zellen mangelt. Ist aber nicht durch solche oder andere Verhältnisse ein Stillstand geboten, dann ist das gänzliche Erlöschen der Athmung ein untrügliches Zeichen des Todes. Denn todte Pflanzentheile entwickeln nicht oder kaum Kohlensäure, bevor die in ihnen sich einfindenden zerstörenden Spalt- oder Schimmelpilze von neuem eine wieder vom Leben abhängige Gasentwicklung hervorrufen. Dass aber in den lebenden Pflanzentheilen jede einzelne lebendige Zelle athmet, folgt ohne weiteres aus dem Erlöschen des Wachsens, der Reizbarkeit, der Protoplasmaströmungen, welches mit Entziehung des Sauerstoffs in jedem einzelnen Elementarorgane erzielt wird.

Die Fortdauer des Wachsens und anderer von der Athmung abhängiger Funktionen in beleuchteten, chlorophyllführenden Pflanzengliedern beweist zugleich unwiderleglich, dass eine Zelle unablässig athmet, während in ihr aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz und freier Sauerstoff producirt wird. Ueberhaupt sind ja Athmung und Kohlenstoffassimilation, wie das schon

---

1) Diese ist immer gemeint, wenn schlechthin von »Athmung« gesprochen wird.

in § 36 und 37 hervorgehoben wurde, zwei von einander unabhängige Prozesse ganz verschiedener physiologischer Bedeutung. Denn während in jener Nährstoffe im Dienste des Organismus verarbeitet werden, dient die Kohlenstoffassimilation dazu, organische Nährstoffe in die Pflanze zu schaffen, welche chlorophyllfreie Organismen als organisches Material von Aussen aufnehmen müssen. Der in den beiden Prozessen gerade entgegengesetzte Gasaustausch bringt es natürlich mit sich, dass als Resultante ein umgebendes Luftvolumen ärmer oder reicher wird an Sauerstoff, resp. Kohlensäure, je nachdem der Verbrauch dieser in der Assimilation die Produktion in der Athmung überwiegt oder ein umgekehrtes Verhältniss eintritt.

Bei einigermaassen chlorophyllführenden Organen wird durchgehends, wie ja schon die Zunahme an Trockengewicht lehrt, durch die Assimilationsthätigkeit mehr organische Substanz producirt, als durch Athmung verarbeitet. Doch lässt sich natürlich immer ein Beleuchtungsgrad herstellen, bei welchem in der umgebenden Luft der Gehalt an Sauerstoff und Kohlensäure unverändert bleibt, während letztere in jedem Falle im Dunklen zunimmt, weil mit Entziehung des Lichtes die Assimilation erlischt, die Athmung aber fortdauert. Diese tritt in chlorophyllfreien Pflanzen auch am Tage ungetrübt in dem erzielten Gasaustausch hervor, welcher indess durch etwas verminderten Sauerstoffverbrauch zu erkennen gibt, wenn eine Pflanze eine geringe Menge funktionirenden Chlorophylls enthält.

Das Verhältniss zwischen Athmung und Assimilation ist natürlich mit der Entwicklung veränderlich. Während z. B. ein eben keimender Samen immer nur Kohlensäure ausgibt, wird weiterhin im Lichte die Kohlenstoffassimilation überwiegend, ebenso pflegen die aus Knospen hervorgehenden Laubtriebe in den ersten Phasen ihrer Entwicklung auch am Tage Kohlensäure zu exhaliren. Selbstverständlich ist die Relation zwischen Athmung und Assimilation auch verschieden in einzelnen Gliedern, somit auch in einzelnen Zellen derselben Pflanze. So geben u. a. die Wurzeln im Allgemeinen Kohlensäure nach Aussen ab, während die Blätter lebhaft assimiliren[1]) und hierzu eine nur geringe Menge Kohlensäure durch die Wurzeln zugeführt erhalten (§ 40). Ferner geht u. a. den Epidermiszellen vieler Pflanzen mit dem Chlorophyll die Fähigkeit ab, Kohlensäure zu zersetzen. Die in chlorophyllfreien und chlorophyllarmen Zellen producirte Kohlensäure wird im Allgemeinen in lebhaft assimilirenden Zellen, im Vereine mit der in diesen gebildeten und anderer, von Aussen stammender Kohlensäure, verarbeitet werden. Immerhin mögen auch daneben durch Athmung producirte Kohlensäuremoleküle in die äussere Umgebung fliegen. Thatsächlich gab sich solches in Experimenten Garreau's[2]) durch eine Trübung von Barytwasser zu erkennen, welches sich in Glasgefässen befand, in deren abgeschlossenem Luftraume beblätterte Zweige dem Lichte ausgesetzt waren. Voraussichtlich wird diese Kohlensäure aus chlorophyllfreien oder chlorophyllärmeren Zellen des Blattes und der Stengeltheile entwichen sein, und jedenfalls

---

1) Knop, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1864, Bd. 129, p. 287; Corenwinder, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 63; Dehérain u. Vesque, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 959.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1850, III sér., Bd. 15, p. 5, u. 1851, Bd. 16, p. 271.

ist nach den besagten Versuchsergebnissen nicht zu behaupten, dass aus lebhaft assimilirenden Zellen ein Kohlensäurematerial nach Aussen gelangte.

Entsprechend der Bedeutung der Athmung, Betriebskraft für den Organismus zu liefern, pflegt im Allgemeinen die Kohlensäurebildung am ausgiebigsten in lebhaft wachsenden Pflanzen und Pflanzentheilen zu sein. Dieserhalb ist auch zumeist die Athmung in ruhenden Knollen, Zwiebeln, Knospen u. s. w. geringer, als in den sich entwickelnden Trieben, und in diesen ansehnlicher, als in ausgewachsenen Blättern und Zweigen. Abgesehen davon, dass ausgewachsene Theile Kohlensäure bilden, ist aber doch eine bestimmte Proportionalität zwischen Athmung und Wachsen nicht zu erwarten, da dieses keineswegs von Athmung allein abhängt, und diese noch in anderen Funktionen dienstbar ist. Ich erinnere nur daran, wie in dem Blüthenstand der Aroideen Wärmebildung und Athmung gleichzeitig ein Maximum erreichen, welches zeitlich nicht mit dem ausgiebigsten Wachsen jenes Blüthenstandes zusammenfällt. Auch ist die Beobachtung Garreau's[1], nach welcher an Proteinstoffen reiche Pflanzentheile besonders energisch athmen, nur dahin zu deuten, dass solches in Abhängigkeit von der Vegetationsthätigkeit geschieht. Denn trotz des zunehmenden Gehaltes an Eiweissstoffen vermindert sich mit dem Wachsen die Athmungsthätigkeit in Früchten, Knollen und anderen, einem Ruhezustand entgegengehenden Organen. Natürlich wird Mangel an Proteinstoffen, wie überhaupt an Nährmaterial, sowohl die Athmung, als auch die gesammte Thätigkeit des Organismus benachtheiligen.

Methodisches. Zur Demonstration der Kohlensäurebildung geeignet ist der in Fig. 38 abgebildete Apparat, eine Zusammenstellung, welche in ähnlicher Form u. a. von Corenwinder[2] angewandt wurde. Die zu prüfenden Objekte (Keimpflanzen, beblätterte Stengel u. s. w.) sind in etwas Wasser gestellt und unter die luftdicht einer abgeschliffenen Glasplatte aufgepasste Glasglocke *g* gebracht. Vermittelst eines bei *b* angebrachten Aspirators wird Luft durch den Apparat gesaugt, welche in dem Kaliapparat *k* und dem Barytwasser der Waschflasche *b* ihrer Kohlensäure beraubt wird, und die in den Pflanzen gebildete Kohlensäure in das Barytwasser der Waschflasche *a* überführt. Die Einschaltung der Glashähne *h* und *h'* ermöglicht die Communication der Athmungsluft mit den Waschflaschen erst zu geeigneter Zeit herzustellen. Handelt es sich um quantitative Bestimmung der in Barytwasser oder in einem Kaliapparat absorbirten Kohlensäure, so sind etwas modificirte Zusammenstellungen vorzuziehen, wie sie u. a. von Rischavi[3], sowie von Dehérain und Moissan[4] angewandt wurden. — Wird in einer abgeschlossenen Luftmenge die Kohlensäure absorbirt, so lässt sich durch die Volumverminderung der Consum von Sauerstoff darthun. Um dieses zu demonstriren, kann man z. B. in das aufgeblasene Ellipsoid der in Fig. 27, p. 188 abgebildeten Absorptionsröhre eine grössere Zahl jüngerer Keimpflanzen und etwas Kalilauge über das sperrende Queck-

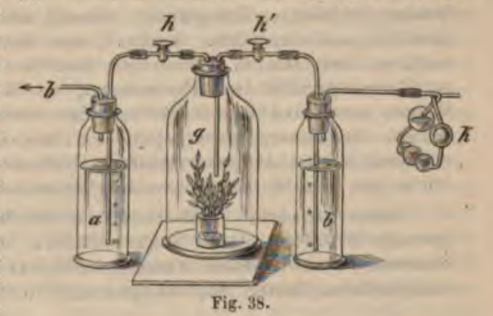


Fig. 38.

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 36, u. Bd. 16, p. 292.
2) Annal. d. chim. et d. physique 1858, III sér., Bd. 54, p. 321.
3) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 323.
4) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 323.

silber bringen. Für feinere Bestimmungen mittelst dieser von Garreau[1] im Princip angewandten Methode haben Wolkoff und A. Mayer[2] einen geeigneten Apparat construirt.

Eine gleichzeitige Bestimmung des consumirten Sauerstoffs und der producirten Kohlensäure wurde von Saussure u. A. ausgeführt, indem das Luftgemenge, nachdem Pflanzen darin verweilt hatten, entsprechender Analyse unterworfen wurde. — Die im Athmungsprocess gebildeten Mengen von Kohlensäure und Wasser, resp. der Verlust der Pflanzen an Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, wird durch vergleichende Elementaranalyse der Samen und ihrer Keimpflanzen angezeigt, wenn während der Keimung keine in der Trockensubstanz zurückbleibende Stoffe aufgenommen werden. Ganz genaue Resultate vermag diese Methode nur zu geben, wenn keine anderen flüchtigen Stoffe im Stoffwechsel entstanden, die während des Trocknens verloren gingen.

Spezifische Athmungsthätigkeit. Das allgemeine Resultat zahlreicher Untersuchungen über die mit der Entwicklung veränderliche Athmungsthätigkeit wurde oben mitgetheilt. Wenn übrigens diese mit Herannahen des Lebensendes abnimmt und auch in ruhenden Organen gering ist, so muss naturgemäss ein Maximum während der Entwicklungszeit sowohl für die ganze Pflanze, als auch für einzelne Glieder erreicht werden. Der Verlauf der Athmungscurve ist selbstverständlich, bei constanten äusseren Bedingungen, von Vermehrung und Vergrösserung der Organe, Nährstoffvorrath u. s. w. abhängig und immer die Resultante aus der ungleichwerthigen Thätigkeit einzelner Organe und Zellen. Dieser, sowie anderer Umstände halber werden häufig sekundäre Maxima und Minima zur Geltung kommen.

Dass sehr bald nach der Quellung im Samen die Kohlensäurebildung beginnt und dann allmählich zunimmt, wurde u. a. von Huber[3], Saussure[4], Fleury[5], Wiesner[6] beobachtet, und namentlich A. Mayer[7], Borodin[8] und Rischavi[9] studirten dann näher den Verlauf der Athmungscurve für die sich entwickelnden Keimpflanzen. A. Mayer, welcher mit dem von ihm und Wolkoff construirten Athmungsapparat operirte, bestimmte das Maximum der Athmung für Keimpflanzen des Weizens, deren Plumula eine Länge zwischen 70 und 90 mm erreicht hatte. Solches war bei einer Mitteltemperatur von 11,8° C. 15—16 Tage nach begonnener Keimung, bei 22,8° C. schon nach 8 Tagen eingetreten. Die Curve steigt, insbesondere bei höherer Temperatur, schnell, um nach Erreichung des Maximums bald wieder ziemlich steil abzufallen. Rischavi, der die gebildete Kohlensäure durch Barytwasser absorbiren liess, fand für Weizen eine ähnliche Curve. Diese verlief indess während 20 Tagen annähernd parallel der Abscissenaxe, als Keimpflanzen von Vicia Faba zur Verwendung kamen, welche bei Beginn des Versuches übrigens schon Stengel von 1 cm Länge getrieben hatten. Bei dieser Pflanze erhält sich also das Maximum längere Zeit auf gleicher Höhe, während der Oel als Reservematerial führende Raps nach Borodin eine ähnliche Athmungscurve gibt, wie die stärkeführenden Weizenkeimlinge.

Schon Saussure[10] fand die auf gleiches Blattvolumen bezogene Kohlensäureproduktion geringer für ältere, als für jüngere Blätter. Dem entsprechend ergeben auch die Versuche Garreau's[11] eine grössere Athmungsthätigkeit für die sich entfaltenden Knospen, als für die ausgebildeten Blätter, mag die producirte Kohlensäure auf Frischgewicht oder auf Trocken-

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 8.
2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. III, p. 489.
3) Mémoir. sur l'influence de l'air dans la germination 1801, p. 110.
4) Mémoir. d. l. soc. d. physique d. Génève 1833, Bd. 6, p. 557.
5) Annal. d. chim. et de physique 1865, IV sér., Bd. 4, p. 44.
6) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 415; auch Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 135.
7) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 245. 8) Sur la respiration d. plantes 1875.
9) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 321.
10) Rech. chimiqu. 1804, p. 100; Dehérain u. Moissan, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 327.
11) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 279; Borodin, Bot. Jahresb. 1876, p. [illegible].

gewicht bezogen werden. Für Blüthen zeigen die Versuche von Saussure[1]) und Anderen, entsprechend der meist schnellen Entwicklung, eine verhältnissmässig schnell steigende und fallende Athmungscurve. Wird das Volumen der Blüthe oder der Blüthenknospe = 1 gesetzt, und mit dem Volumen des verbrauchten Sauerstoffs verglichen, so ergeben sich für dieses nach Experimenten von Saussure folgende multiple Werthe:

	Zeitdauer des Versuches	Verbrauchter Sauerstoff (Vol. d. Blüthe = 1)		
		Unentfaltete Knospen	Aufgeblüht	Abblühend
Passiflora serratifolia . . .	12 Stunden	6	12	7
Cucurbita melo-pepo . . .	24 „	7,4	12	10
Hibiscus speciosus	24 „	6	8,7	7

Nach den Erfahrungen Saussure's ist in den Blüthenknospen von Arum die Athmung nicht erheblicher, als in den Blüthenknospen anderer Pflanzen, dagegen wird der Sauerstoffconsum mit der ansehnlichen Erwärmung des sich entfaltenden Blüthenstandes sehr gesteigert. Garreau[2]) fand u. a., dass der mit Blüthen besetzte Spadix von Arum italicum im Maximum pr. Stunde das 31,1 fache seines Volumens an Sauerstoff verbrauchte. Das hier sehr schnelle Steigen und Fallen der Athmungscurve ist daraus zu ersehen, dass in der ersten Beobachtungsstunde derselbe Spadix nur das 10 fache, in der 4. Stunde das 31,1 fache und in der 6. Stunde das 7,7 fache seines Volumens an Sauerstoff consumirte. Weitere Mittheilungen über diesen Gegenstand werden in dem die Wärmebildung behandelnden Kapitel gebracht werden.

Eine mit der Reifung abnehmende Athmungsthätigkeit wurde für Pflaumen und andere fleischige Früchte von Saussure[3]), ebenso von Cahours[4]), für Mohn- und Rapsfrüchte von Sabanin und Laskovsky[5]) constatirt. Dass auch ruhende Knollen und Zwiebeln u. s. w. noch merklich athmen, ist mehrfach beobachtet worden[6]). Nach allen Erfahrungen dürfte also ein vollkommener Stillstand nur in austrocknenden Pflanzentheilen zu Stande kommen. Gänzlich ruhen übrigens, wenigstens in nur lufttrockenen Samen, die Stoffmetamorphosen nicht, da ja Samen beim Aufbewahren ihre Keimfähigkeit verlieren, und die Menge löslicher Eiweissstoffe mit dem Alter der Samen sich verringert[7]). Mit dem Tode ist die an das Leben gekettete Athmungsthätigkeit zu Ende, und durch Oxydationsvorgänge werden, wenn überhaupt, verhältnissmässig geringe Mengen von Sauerstoff absorbirt, resp. Kohlensäure producirt. Eine Ausgabe dieses Gases konnte Wortmann[8]) im sauerstofffreien Raume nicht beobachten, wenn die in diesen gebrachten todten Keimpflanzen frei von Bakterien blieben. Für einen Ausschluss dieser liefern die Beobachtungen von Saussure, Marcet u. A., sowie von A. Mayer und Wolkoff[9]) keine Garantie, und so muss es fraglich bleiben, in wie weit der von diesen Forschern beobachtete Sauerstoffconsum in todten Organen von der Thätigkeit lebendiger Organismen unabhängig war. Uebrigens finden ja unzweifelhaft Oxydationen mancher Pflanzenstoffe, wie z. B. der ätherischen Oele, nach dem Tode des Organismus statt.

---

1) Annal. d. chim. et d. physique 1822, Bd. 21, p. 292. Nach Cahours (Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 1206) war die Kohlensäureentwicklung am ansehnlichsten während der Entfaltung der untersuchten Blüthenknospen.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 254.

3) Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 163 u. 238.

4) Compt. rend. 1864, Bd. 21, p. 496. 5) Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 195.

6) Vgl. z. B. Nobbe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 451 (für Kartoffel); Heintz, Botan. Jahresb. 1873, p. 358 (für Rübe).

7) Ritthausen, Die Eiweisskörper der Getreidearten 1872, p. 210.

8) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. II, p. 506.

9) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 524.

Beim Vergleich verschiedener Pflanzenarten und Pflanzenorgane ergibt sich gewöhnlich, analog wie für verschiedene Entwicklungsstadien, eine geringere Athmungsthätigkeit der langsamer vegetirenden Objekte. Beobachtungen in dieser Richtung sind in den Schriften Saussure's, Garreau's [1]) u. A. zu finden. Dem entsprechend ist auch in Keimpflanzen die Athmung verhältnissmässig ansehnlich, ebenso in Blüthen [2]), welche ihren blühenden Zustand meist schnell durchlaufen. Wie in anderen Vorgängen, machen sich übrigens auch hinsichtlich der Athmung individuelle Differenzen mehr oder weniger bemerklich [3]).

Isolirte Pflanzentheile athmen zunächst wohl ebenso, wie im Verbande mit der Pflanze [4]), doch wird im Allgemeinen die Aufhebung der Wechselwirkung zuvor vereinigter Glieder in der Athmung, wie in anderen Stoffwechselprozessen bemerklich werden. So haben Wolkoff und A. Mayer [5]) in isolirten Theilen von Keimpflanzen ein allmähliches Nachlassen der Athmungsthätigkeit beobachtet und Gleiches macht sich nach Borodin [6]) in abgeschnittenen, beblätterten Zweigen ziemlich bald bemerklich. Unter den maassgebenden Ursachen spielt Verminderung der Nährstoffe, insofern eine solche erzielt wird, natürlich auch eine hervorragende Rolle.

Der oft bedeutende Stoffverbrauch in der Athmung ergibt sich ohne weiteres aus der in manchen Organen ungemein ansehnlichen Kohlensäurebildung, ferner aus dem Gewichtsverlust, den Pflanzen erfahren, wenn Aufnahme von Trockensubstanz ausgeschlossen war. So ist u. a. in § 56 mitgetheilt, dass bei Cultur im Dunklen die während 20 Tagen aus 22 Maiskörnern erzogenen Keimpflanzen ein Trockengewicht von 4,529 gr ergaben, während das der Samen 8,636 gr betragen hatte. Bei fortgesetzter Cultur kann der Gewichtsverlust in manchen Keimpflanzen sogar 50 Proc. des Samengewichtes übersteigen.

Ist die Athmung ausgiebiger als die Kohlenstoffassimilation, so wird die umgebende Luft allerdings reicher an Kohlensäure, jedoch in geringerem Grade, als nach Abschluss des Lichtes. Dieses Resultat wurde sowohl mit chlorophyllreichen Blättern bei schwacher Beleuchtung, als auch mit chlorophyllarmen Pflanzen in hellem Licht erhalten. In dieser Hinsicht ist bereits früher mitgetheilt (§ 87), dass schon der geringe Chlorophyllgehalt von Neottia ausreicht, um bei intensiver Beleuchtung der Sauerstoffproduktion das Uebergewicht zu verschaffen [7]). Weitere Beispiele, dass mit geringem Chlorophyllgehalt die Kohlensäureausgabe zwar nicht aufhört, aber doch vermindert wird, liefern Versuche mit Früchten, welche zudem öfters mit herannahender Reife ihr Chlorophyll und damit die Fähigkeit, Sauerstoff zu produciren, mehr und mehr einbüssen [8]). Analoges bieten Blattknospen während ihrer Entfaltung, indem zu dieser Zeit die sehr thätige Athmung häufig bewirkt, dass selbst bei günstiger Beleuchtung die umgebende Luft Sauerstoff verliert [9]).

Wird eine chlorophyllführende Pflanze in einem abgeschlossenen Luftvolumen gehalten, so bleibt die Zusammensetzung dieses, wenn beleuchtet wird, unverändert, indem zwar dauernd durch Athmung Kohlensäure entsteht, diese aber sogleich durch die As-

1) Vgl. die Tabelle in Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 33.

2) Ueber Athmung der Blüthen vgl. auch Lory, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 161.

3) Vgl. z. B. Borodin, Sur la respirat. d. plantes 1875.

4) Garreau, l. c., p. 35; Boussingault, Agronom., Chimie agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 328.

5) L. c., p. 501, 523. 6) Botan. Jahresb. 1876, p. 922.

7) Lory (Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 160) fand für Orobanche gleiche Kohlensäurebildung am Licht und im Dunklen. Die Versuche dürften übrigens exakter nachzumachen sein, da die genannte Pflanze etwas Chlorophyll enthält (Wiesner, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 584).

8) Lit.: Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen 1786, Bd. I, p. 72; Bd. II, p. 223. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 57 u. 129, u. Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 158. Berard, ebenda 1821, Bd. 76, p. 152, 225. Frémy, Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 656; Cahours, ebenda p. 495 u. 653.

9) Lit.: Ingenhousz, l. c., Bd. I, p. 112 u. 355; Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 272; Corenwinder, Annal. d. chim. et d. physique 1858, III sér., Bd. 54, p. 326, u. 1878, V sér., Bd. 14, p. 118; Annal. d. scienc. naturell. 1864, V sér., Bd. 1, p. 297.

similationsthätigkeit zersetzt wird, welche ja im Stande wäre, noch grössere Kohlensäuremengen zu verarbeiten. Ist dann während der Nacht Kohlensäure in die umgebende Luft gelangt, so wird diese am Tage wieder verarbeitet, und dieser Kreislauf dauert fort, so lange die Pflanze lebt, ohne dass in der Trockensubstanz der Kohlenstoffgehalt zuzunehmen vermag. Saussure[1]), welcher dieses Verhalten richtig deutete, zeigte auch, dass eine so behandelte Pflanze viel schneller zu Grunde geht, wenn durch Einbringen von Kalilauge die austretende Kohlensäure absorbirt wird.

Historisches. Nachdem Malpighi[2]) die Nothwendigkeit der Luft für das Keimen von Samen erkannt hatte, constatirte C. W. Scheele[3]), dass bei diesem Vorgang, wie bei der Athmung der Thiere, unter Verbrauch von Sauerstoff (Feuerluft) Kohlensäure (Luftsäure) gebildet wird. Weitere Einsicht wurde insbesondere Hand in Hand mit dem Studium der Kohlenstoffassimilation gewonnen, und so begegnen wir auch hier Ingenhousz[4]) und Saussure[5]) als bedeutungsvollen Forschern. Ersterer ermittelte die allgemeine Verbreitung der Kohlensäureausgabe in verdunkelten Pflanzen und die Fortdauer jener in beleuchteten chlorophyllarmen und chlorophyllfreien Pflanzen. Saussure stellte fest, dass bei der Athmung neben Kohlensäure auch Wasser entsteht, und erweiterte überhaupt die Kenntniss der Athmungsvorgänge in eminenter Weise, wie aus vielfachen Citaten in diesem Kapitel zu ersehen ist. Hat auch Saussure nirgends klar die Gleichzeitigkeit von Athmung (inspiration) und Kohlenstoffassimilation (exspiration) in beleuchteten grünen Pflanzen ausgesprochen, so ist doch solches augenscheinlich seine Ansicht gewesen. Jedenfalls war aber die Kohlensäureproduktion als ein vitaler, der thierischen Athmung entsprechender Vorgang längst erkannt, als Liebig[6]) die Ansicht vertrat, die von der Pflanze ausgegebene Kohlensäure sei als solche aus dem Boden aufgenommen und entstamme nicht einem Stoffwechselprozess im Organismus.

Meyen[7]) hat wohl zuerst mit aller Schärfe hervorgehoben, dass Kohlensäurebildung und Kohlensäurezersetzung zwei von einander unabhängige Vorgänge seien, und auch den Werth dieser Vorgänge für die Pflanze im Allgemeinen richtig gedeutet. Auch bei Dutrochet[8]), ganz besonders aber bei Garreau[9]) und Mohl[10]) begegnen wir hinsichtlich des Verhältnisses von Athmung und Kohlenstoffassimilation unserer heutigen Auffassung conformen Vorstellungen. Der unglückliche, auch schon von Mohl bemängelte Sprachgebrauch, der beide Vorgänge Respiration (tägliche und nächtliche) nannte, ist verlassen, seitdem insbesondere Sachs (1865) betonte, dass nun die Kohlensäurebildung Athmung genannt werden darf.

Die Produkte der Athmung.

§ 69. Die Kohlensäure ist das einzige sicher auftretende gasförmige Produkt der Sauerstoffathmung, wenn wir von den Spaltpilzen absehen, welche bei gewissen Gährungsvorgängen, wie es scheint, trotz der Zufuhr von Sauerstoff, andere Gase erzeugen können. Die Ausgabe geringer Mengen von Wasserstoff, Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff ist allerdings, insbesondere für keimende Samen, von einigen Forschern behauptet[11]), hat indess bei exakten Nachunter-

1) Rech. chimiqu. 1804, p. 60 u. 194. Ueber das besondere Verhalten von Bryophyllum ist in § 39 die Rede gewesen.

2) Opera omnia 1867, I, p. 108.

3) Chemische Abhandlung von der Luft, übers. von Bergmann 1777, p. 125.

4) Versuche mit Pflanzen 1786.

5) Rech. chimiqu. 1804 u. spätere schon citirte Arbeiten.

6) Die organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. Physiol. 1840, p. 30.

7) Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 162.

8) Mémoires, Brüssel 1837, p. 169, 185.

9) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 290.

10) Grundzüge d. Anatomie u. Physiol. 1851, p. 86.

11) So von Vogel, Jahresb. d. Chemie 1854, p. 641; Schulz, Journal f. prakt. Chem. 1862, Bd. 87, p. 129; Fleury, Annal. d. Chim. et d. Phys. 1865, IV sér., Bd. 4, p. 44. Hinsichtlich der Ausgabe von NH_3 u. N vgl. § 48.

suchungen eine Bestätigung nicht gefunden[1]. Vermuthlich waren jene Gase Produkte faulender Pflanzentheile oder wurden vielleicht in anderen Versuchen durch Mangel an Sauerstoff herbeigeführt, da unter diesen Umständen, wie weiterhin mitzutheilen ist, gewisse Hutpilze wenigstens Wasserstoff durch intramolekulare Athmung bilden.

Ausser durch die Abgabe von Kohlensäure wird die Trockensubstanz durch die Bildung von Wasser vermindert. Die Entstehung dieses im Athmungsprozess ermittelte schon Saussure[2], indem er nachwies, dass der Gewichtsverlust getrockneter Keimpflanzen, die keine Nährstoffe aufnehmen können, erheblicher ausfällt, als die unter Aufnahme von Sauerstoff gebildete Kohlensäure verlangt. Die Wasserbildung ergibt sich auch aus dem durch Elementaranalyse ermittelten Verhältniss von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff vor und nach der Keimung, das sich zu Ungunsten des Kohlenstoffs gestalten müsste, wenn nur Kohlensäure producirt würde. Soll auf diesem Wege die entstandene Wassermenge genau bestimmt werden, so muss einmal das Verhältniss von gebildeter Kohlensäure und verbrauchtem Sauerstoff bekannt sein und dürfen andere flüchtige Stoffe nicht erzeugt werden. Letzteres trifft in aller Strenge wohl nicht überall zu, z. B. nicht für die Spaltpilze, welche bei der Essigbereitung Alkohol zu Essigsäure oxydiren. Ausserdem hat noch Laskowsky[3] für Kürbiskeimlinge die Wasserbildung ermittelt, indem er in Apparaten operirte, welche ein Entweichen von Wasserdampf verhinderten, die nach der Entwicklung in den Keimpflanzen und im Apparate vorhandene gesammte Wassermenge feststellte und diese mit dem ursprünglich im Apparat vorhandenen Wasserquantum verglich.

Kohlensäure und Wasser sind schwerlich die einzigen Endprodukte des Athmungsprozesses, und würden es auch dann nicht sein, wenn die Kohlensäure, wie wahrscheinlich, Spaltungen entstammt, die einen in der Pflanze verbleibenden Körper liefern, welcher immer von neuem zu einer Kohlensäure abspaltenden Verbindung regenerirt wird. Eine Ermittlung der näheren Bestandtheile in der Pflanze, wenn sie auch noch so genau möglich wäre, vermag aber nicht ohne weiteres die Körper zu kennzeichnen, welche allenfalls im Athmungsprozess entstehen, da ja von diesem unabhängige Stoffmetamorphosen sicher in der Pflanze verlaufen. Das Auftreten sauerstoffärmerer, resp. sauerstoffreicherer Verbindungen, als es Kohlehydrate oder andere Ausgangsmaterialien sind, schliesst die Forderung nicht ein, dass Abspaltung von Kohlensäure, resp. Aufnahme von freiem Sauerstoff mitwirken müssen. Denn jenes Ziel könnte auch durch Zerlegung in andere Produkte erreicht werden, und es ist mindestens fraglich, ob sauerstoffreichere Körper, wie Oxalsäure, Weinsäure u. s. w. oder sauerstoffärmere Verbindungen, wie Gerbstoff, ätherische Oele, stets oder jemals in dem Athmungsprozess selbst erzeugt werden.

Mit Kenntniss des der Verarbeitung anheimfallenden plastischen Materiales ist eine Einsicht in den Verlauf des Athmungsprozesses und in die vielleicht lange Kette von Umwandlungen, welche jene Stoffe erfahren, so wenig ge-

---

1) Negatives Resultat erhielten Oudemans u. Rauwenhoff, Linnaea 1859—60, Bd. 14, p. 222; Corenwinder, Compt. rend. 1865, Bd. 60, p. 102; Sachsse, Keimung von Pisum sativ. 1872, p. 19; vgl. auch Dehérain u. Landrin, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 374.

2) Rech. chimiqu. 1804, p. 17.

3) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 231.

wonnen, wie in anderen Fällen, in denen nur die Ausgangsglieder und die Endprodukte des Stoffwechsels bekannt sind. In der Athmung, als einem speziellen Stoffwechselprozess, müssen aber auch diejenigen Körper sich vertreten können, welche solches als organische Nahrung in der Pflanze vermögen. So liefern denn auch in Schimmelpilzen, welchen Eiweissstoffe oder Zucker oder organische Säuren als einzige Nahrung geboten sind, diese Körper das zur Verathmung geeignete Material, und als solches werden in anderen Pflanzen wohl alle als plastisches Material funktionirenden organischen Körper dienen können. Der Verbrauch von Stärke zu Athmungsprozessen lässt sich direkt erweisen, wenn, wie das in keimenden Samen nicht selten zutrifft, das Deficit jenes Körpers grösser ist, als die Summen anderer neu aufgetretener Stoffwechselprodukte[1]), und durch solchen quantitativen Vergleich kann in geeigneten Fällen auch Oel als zur Athmung dienendes Material festgestellt werden. Zweifelhaft bleibt es aber z. B. wieder, ob das in Keimpflanzen von Leguminosen massenhaft auftretende Asparagin ein im Athmungsprozess entstehendes Produkt ist, obgleich die Verarbeitung von Proteinstoffen in der Athmung auch für Phanerogamen kaum bezweifelt werden kann, um so weniger, als es wahrscheinlich ist, dass die Kohlensäure aus einer fortwährenden Zertrümmerung von Eiweissmolekülen im lebendigen Protoplasma ihren Ursprung nimmt.

Auf das Verhältniss von consumirtem Sauerstoff und producirter Kohlensäure kann übrigens die Natur der zu verarbeitenden Stoffe Einfluss haben, und solches tritt in der That hervor, je nachdem Oel oder Stärke verarbeitet wird. Während bei Verathmung von Stärke der Regel nach annähernd für den verbrauchten Sauerstoff ein gleiches Volumen Kohlensäure ausgegeben wird (bei vollkommener künstlicher Verbrennung von Kohlehydraten ist diese Volumgleichheit vollständig), erscheint von diesem Gase beim Keimen ölhaltiger Samen gewöhnlich ein Volumen, das oft weit hinter dem des aufgenommenen Sauerstoffs zurückbleibt. Diese Fixation von Sauerstoff in den Stoffwechselprodukten führt eine relative Zunahme jenes Elementes in der Trockensubstanz herbei, und dieses kann so weit gehen, dass, trotz der Bildung von Kohlensäure und Wasser, das Gewicht der getrockneten Keimpflanze das des Samens ein wenig übertrifft. Wenigstens fand Hellriegel[2]) eine solche Zunahme um 1,15 Proc., als er Rapssamen untersuchte, dessen Keimung bis zum Hervortreten der Würzelchen getrieben war. Offenbar hängt hier der Sauerstoffconsum mit Stoffmetamorphosen zusammen, in denen wohl Glycose und Stärke entstehen mögen, da diese beim Keimen ölhaltiger Samen zumeist auftreten. Möglicherweise durchläuft Fett überhaupt diese Umwandlung, ehe es der Athmung anheimfällt, und dieses zugegeben, wäre der durch Umwandlung von Oel in Kohlehydrate herbeigeführte Mehrverbrauch von Sauerstoff durch einen Stoffwechsel herbeigeführt, welcher nicht zur eigentlichen Athmung gehört, auch nicht allein Produkte liefert, die verathmet werden müssen, und vielleicht mit einer Entwicklung von Kohlensäure nicht verknüpft ist.

Jedenfalls wird ja in dem Sauerstoff und der Kohlensäure nur die Resultante aller Prozesse gemessen, in denen jene Gase verbraucht und gebildet werden, und in diesen Prozessen werden gelegentlich gewiss auch solche eingeschlossen sein, welche mit dem in allen Zellen thätigen und nothwendigen Athmungs-

1) Vgl. z. B. Sachsse, l. c., p. 37; Detmer, Keimung ölhalt. Samen 1875, p. 85.
2) Journal f. prakt. Chem. 1855, Bd. 64, p. 102.

vorgang nichts gemein haben. Das ist ja u. a. der Fall, wenn in todten Elementarorganen der Pflanze enthaltene ätherische Oele Sauerstoff aufnehmen oder Gerbsäure oxydirt wird, nachdem sie die Wandungen abgestorbener Zellen imbibirte. Freilich fehlen noch die Mittel, um festzustellen, welcher Gasaustausch allein der eigentlichen Athmung entspringt und welchen Werth in dem thatsächlich gemessenen Gasaustausch anderweitige Vorgänge haben. Keimpflanzen, in denen mit der Translocation und Verwendung der Reservestoffe mannigfache Stoffmetamorphosen vor sich gehen, werden vielleicht die Athmung im Gasaustausch öfters weniger rein bieten, als ausgewachsene Pflanzentheile, in denen wesentlich nur die zu ihrem Unterhalt nöthige Athmungsthätigkeit sich abspielt. Schon dieserhalb wird nicht jeder stärkeführende Samen, wie das auch thatsächlich zutrifft, ein der gebildeten Kohlensäure ganz gleiches Volumen Sauerstoff verbrauchen. Die annähernde Volumengleichheit lässt aber immerhin vermuthen, dass Kohlehydrate im Athmungsprozess wesentlich Kohlensäure und Wasser als Endprodukte liefern.

Relation zwischen O und CO_2, Bildung von Wasser. Nach den Versuchen von Saussure, welche freilich, weil in abgegrenzten Luftvolumen ausgeführt, keine grosse Genauigkeit garantiren, machen sich beim Keimen stärkehaltiger Samen immerhin erhebliche Abweichungen in den Volumverhältnissen von Sauerstoff und Kohlensäure bemerklich, und die Relation dieser Gase bleibt auch in verschiedenen Entwicklungsphasen nicht gleich. Während dieser Forscher in Keimpflanzen des Weizens ein dem verbrauchten Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure gebildet fand, trat letztere in relativ grösserer Menge in Keimpflanzen von Phaseolus vulgaris, in relativ geringerer Menge aber in Keimpflanzen von Faba vulgaris auf. Die jungen Keimpflanzen von Phaseolus verbrauchten u. a. bei 19° C. innerhalb 96 Stunden 24,11 ccm Sauerstoff, während 25,47 ccm Kohlensäure in der umgebenden Luft gefunden wurden. Solche Schwankungen fallen übrigens nicht allein auf Fehler der gasometrischen Methode, da die Ergebnisse der Elementaranalyse von Samen und Keimpflanzen zu gleichem Resultate führen. Derartige Versuche sind u. a. ausgeführt von Boussingault[2]), Sachsse[3]) und Detmer[4]), und nach den Experimenten dieses letztgenannten Forschers sind nachstehende Zahlenwerthe mitgetheilt. Diese beziehen sich auf Maispflanzen, welche sich im Dunklen entwickelt und an Trockensubstanz zurückgelassen hatten (I) nach 8 Tagen 90,99 Proc., (II) nach 4 Wochen 60,19 Proc., (III) nach 5 Wochen 51,01 Proc. In der nachstehenden Tabelle ist mitgetheilt, wie viel, mit Bezug auf Trockensubstanz, 100 gr Maissamen an C, H und O verloren, während die Keimpflanzen bis zur I, resp. II, resp. III Entwicklungsperiode fortschritten.

	I. Nach 8 Tagen		II. Nach 4 Wochen		III. Nach 5 Wochen	
	Verlust gr	C = 1	Verlust gr	C = 1	Verlust gr	C = 1
C	4,57	1	18,69	1	23,10	1
H	1,46	0,32	2,98	0,11	3,75	0,16
O	3,06	0,67	18,19	0,97	22,30	0,97

Aus den Verhältnisszahlen (C = 1) ist sogleich zu ersehen, dass nicht in allen Entwicklungsphasen C, H und O in gleicher Relation verloren gehen, und zu demselben Resultate

1) Mémoir. d. l. soc. d. physique de Génève 1833, Bd. 6, p. 547, 554.
2) Annal. d. scienc. natur. 1838, II sér., Bd. 10, p. 257.
3) Keimung von Pisum sativ. 1872, p. 30.
4) Unters. über die Keimung ölhaltiger Samen 1875, p. 70.

haben auch die von Sachsse mit Erbse angestellten Versuche geführt. Wird aber der Verlust, welchen die Trockensubstanz der Keimpflanzen bezüglich jener Elementarstoffe erleidet, nur durch Bildung von CO_2 und H_2O herbeigeführt, so kann zwischen producirter Kohlensäure und consumirtem Sauerstoff natürlich nicht in allen Entwicklungsstadien ein gleiches Verhältniss eingehalten worden sein. Ferner sagen obige Zahlen aus, dass es sich nicht allein um eine glatte Verbrennung von Stärke handeln kann, da in dieser die Gewichtsverhältnisse besagter Elemente etwas anderes sind (C = 1; H = 0,14; O = 1,11), als die in der Tabelle hinsichtlich der Verluste mitgetheilten Verhältnisszahlen. Aus obigen Verlusten ist übrigens auch zu ersehen, dass Wasser bei der Keimung gebildet wird.

Dass beim Keimen ölhaltiger Samen[1]) die ausgegebene Kohlensäure wesentlich hinter dem aufgenommenen Sauerstoff zurückbleiben kann, wurde zuerst von Saussure[2]) ermittelt. Dieser brachte je 1 gr der Samen, nachdem sie 24 Stunden lang in Wasser eingequellt worden waren, in ein kalibrirtes Gefäss, das 250 ccm fasste und mit Quecksilber gesperrt war, auf welchem sich eine dünne Wasserschicht befand. Am Ende des Versuches wurde das Gesammtvolumen des Gases, sowie der Gehalt an Sauerstoff und Kohlensäure ermittelt. Die Würzelchen der Keimpflanzen erreichten während der Versuchszeit eine Länge von 10—16 mm.

Samen von:	Dauer des Versuchs	Verminderung des Gasvolums	Verbrauchter O	Gebildete CO_2	Temperatur
Cannabis sativa . .	43 Stunden	—6,48 ccm	19,7 ccm	13,26 ccm	22° C.
Brassica oleracea .	42 »	—7,7 »	31,4 »	24,39 »	21,5° C.
Media sativa	72 »	—3,75 »	15,83 »	11,94 »	15° C.

Ein entsprechendes Resultat hat Detmer (l. c. p. 34) mit Hanfsamen erhalten. Wenn in Experimenten von Oudemans und Rauwenhoff[3]) mit Senfkeimlingen, sowie Dehérain's und Landrin's mit Keimpflanzen von Leinsamen, Raps und Lepidium sativum keine wesentliche Abnahme des Gesammtvolumens gefunden und in den Experimenten des letztgenannten Forschers die Volumina von verbrauchtem Sauerstoff und gebildeter Kohlensäure nicht wesentlich verschieden ausfielen, so mag bei diesen, in beschränktem Luftvolumen ausgeführten Versuchen die Ursache wohl in den unten zu nennenden Fehlerquellen zu suchen sein. Denn die Elementaranalysen, welche Fleury[5]), Detmer und Laskovsky von Keimpflanzen ölhaltiger Samen lieferten, bestätigen, dass in dem Trockensubstanzverlust der Sauerstoff in wesentlich geringerem Verhältnisse betheiligt ist, als bei Keimlingen stärkehaltiger Samen. Ja es kann sogar der Sauerstoffgehalt der Keimlinge den des ölhaltigen Samens übertreffen, und in Folge der Bindung von Sauerstoff nimmt natürlich das Trockengewicht mit dem Keimen in geringerem Grade ab, als es sonst der Fall sein würde.

In einem von Detmer[6]) mit Hanf angestellten Versuche hatte das hypocotyle Glied der Keimpflanze im Laufe von 7 Tagen eine Länge von 2—3 cm erreicht. Hierbei war das Trockengewicht der Keimpflanzen um 3,03 Proc. verringert, und der Fettgehalt hatte, bezogen auf lufttrocknen Samen, um 15,56 Proc. abgenommen, indem er während dieser Entwicklung von 32,65 Proc. auf 17,09 Proc. zurückgegangen war. Dabei waren von 100 gr trockener Samen 2,65 gr C und 0,44 gr H verloren gegangen, während der Sauerstoff absolut um 0,23 gr zugenommen hatte. Diese Aufnahme von Sauerstoff in die Pflanze stellt sich sogar auf 4,69 Proc. in Versuchen Laskovsky's[7]) mit Kürbis, während zugleich der Kohlenstoff, auf 100 gr Trockensubstanz des Samens bezogen, um 8,98 gr, der Wasserstoff um 1,03 gr abgenommen hatte. Uebrigens verliert nach Laskovsky die Trockensubstanz in dem ersten Stadium der Keimung des Kürbissamens zunächst etwas Sauerstoff. Die Sauerstoffaufnahme

1) Vgl. § 56. 2) Biblioth. univers. de Génève 1842, n. s., Bd. 40, p. 368.
3) Linnaea 1858—59, Bd. 30, p. 217.
4) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 364.
5) Annal. d. chim. et d. phys. 1865, IV sér., Bd. 4, p. 47. 6) L. c., p. 30.
7) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 235 u. 240. Experiment Nr. IV.

ist dann (vgl. die Zusammenstellungen l. c. p. 237) ungleich mit den Entwicklungsstadien, und würde es gewiss auch für verschiedene Theile der Keimpflanze sein, wenn deren bezüglicher Stoffwechsel miteinander zur Vergleichung käme. Ebenso wird wohl mit dem Uebergang von Oel in Kohlehydrate auch die Ungleichheit im Gaswechsel aufhören, welche stärkehaltige und ölhaltige Samen zeigen.

Fehler durch Absorption u. s. w. Die Veränderung, welche andere Pflanzentheile in der umgebenden Luft erzielen, ist zwar vielfach geprüft worden, doch ist es in der That fraglich, in wie weit damit ein richtiges Maass für die in der Athmung erzeugten und verbrauchten Gase gewonnen wurde. Denn die ungleiche Absorptionsfähigkeit verschiedener Gase muss ja unvermeidlich Fehler herbeiführen, welche insbesondere in begrenzten und dieserhalb mit der Zeit ihre Zusammensetzung ändernden Luftgemengen einen variablen Werth annehmen. Mit der Verminderung des Sauerstoffes wird ferner intramolekulare Athmung einen Ueberschuss von Kohlensäure erzeugen können, der bei genügendem Sauerstoffvorrath nicht entstanden wäre, und dieser Umstand hat sicher in nicht wenigen Versuchen mitgewirkt. Diese und andere Fehler kommen freilich für die vorhin erwähnten Experimente mit Keimpflanzen gleichfalls in Betracht, ohne übrigens deshalb, wenn auch die gasometrischen Messungen keine ganz exakten Resultate lieferten, die oben gezogenen allgemeinen Schlussfolgerungen in Frage zu stellen, um so weniger, als ja die Elementaranalyse der Trockensubstanz zu gleichem Resultate führte. Die abweichenden Resultate, welche von einigen Forschern bei der Messung des durch keimende ölhaltige Samen erzielten Gasaustausches erhalten wurden, mögen wohl wesentlich durch Mitwirkung intramolekularer Athmung bewirkt worden sein.

Das Gesammtvolumen der abgesperrten Gasgemenge wird auch dadurch modificirt, dass im Athmungsprozess nicht betheiligte Gase in der Pflanze absorbirt werden oder in den gasförmigen Zustand zurückkehren. Solches geschieht in oft erheblicher Weise mit dem Stickgas, das nach allen exakten Erfahrungen Pflanzen weder verarbeiten können noch in der Athmung oder in anderen Vorgängen bilden (vgl. § 48). Die vorliegenden Untersuchungen lassen übrigens noch unentschieden, ob Pflanzen in gegebenen Fällen ansehnlichere Mengen von Stickgas absorbiren oder condensiren, welches letztere nach Dehérain und Landrin[2] allerdings für viele Samen zutreffen soll. Thatsache ist übrigens, dass zuweilen eine ziemlich erhebliche Menge des in Wasser ja nicht sehr löslichen Stickgases in begrenzte Gasgemenge aus Pflanzen austritt.

Die Erfahrungen über Absorption von Sauerstoff und insbesondere von Kohlensäure in Pflanzen sind nicht ausreichend, um die Grenzen der hierdurch herbeigeführten Fehler abschätzen zu können. Die Löslichkeit in reinem Wasser darf aber insbesondere für die Kohlensäure nicht als Maassstab genommen werden, da eine grössere Absorption dieser durch mannigfache Verhältnisse erzielbar ist[3] und wohl auch in den Pflanzen realisirt sein mag. Thatsächlich werden in Geweben erhebliche Mengen von Kohlensäure zurückgehalten, doch ist es fraglich, ob allein hierdurch die sehr bedeutenden Volumverminderungen erzielt werden, welche Cactus, Bryophyllum u. a., insbesondere saftige Pflanzentheile hervorrufen, wenn sie nach Beleuchtung dunkel gehalten werden. In § 39 ist darauf hingewiesen, wie vielleicht unter Bindung von Sauerstoff andere Körper entstehen, deren Zersetzung im Licht wieder unter Produktion von Sauerstoff eine Volumzunahme herbeiführt. Dieserhalb ist es auch fraglich, ob es allein von Absorption producirter Kohlensäure herrührte, dass nach Saussure ein Cactusstengel erst Kohlensäure abgab, nachdem er das $1\frac{1}{4}$ fache seines Volumens an Sauerstoff aufgenommen hatte, dann aber weiterhin das Volumen der umgebenden Luft nicht mehr änderte, indem ein dem Sauerstoff gleicher Raumtheil Kohlensäure auf-

1) Saussure hat seine Angaben über vermeintliche Bildung oder Verarbeitung von Stickgas z. Th. selbst zurückgenommen. Vgl. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 127; Annal. d. chim. et d. physique 1822, Bd. 21, p. 280; Mémoir. d. l. soc. d. physique de Génève 1833, [illegible].

2) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 165. Vgl. auch Compt. rend. 1875, Bd 81, p. 198, u. Leclerc, ebenda 1875, Bd 80, p. 26. — Auch Wasserstoff soll nach den genannten Forschern in Samen condensirt werden.

3) Z. B. bindet nach Fernet eine Lösung von Natronphosphat viel Kohlensäure.

trat[1]). Eine ziemlich ansehnliche Absorption der Kohlensäure in saftigen Pflanzentheilen ist aber zweifellos. Es ergibt sich dieses daraus, dass nach den Erfahrungen Saussure's (l. c. p. 79 u. 111) ein Cactusstengel, nachdem er am Licht verweilte, in einer kohlensäurereichen Luft Kohlensäure in nicht unerheblicher Menge aufnimmt und von diesem Gase wieder ausgibt, wenn er nach der Sättigung in gewöhnliche Luft gebracht wird. Letzteres hat Borodin[3]) auch für Keimpflanzen nachgewiesen, nachdem diese in einer Luft verweilt hatten, welcher die durch Athmung gebildete Kohlensäure nicht entzogen wurde. Wie viel Kohlensäure thatsächlich in lebendigen Geweben absorbirt werden kann, darüber liegen entscheidende Versuche noch nicht vor[2]), und können solche durch einfaches Auspumpen der Gase aus lebenden Pflanzen nicht gewonnen werden.

Anderweitige Beobachtungen über Volumverhältnisse. Unter Erwägung der besagten Verhältnisse kann es nicht Wunder nehmen, dass ein geringeres Volumen von Kohlensäure ausgegeben wird, sobald Pflanzentheile mit diesem Gase nicht gesättigt sind. Das ist ja auch der Fall, wenn chlorophyllführende Pflanzen nach zuvoriger Beleuchtung ins Dunkle kommen, oder wenn der Kohlensäuregehalt in der Umgebung zunimmt, wie das bei Versuchen im abgeschlossenen Luftvolumen zutrifft. Dabei kann für die Aenderung des Gesammtvolumens des abgesperrten Gasgemenges auch die Ausgabe oder Aufnahme von Stickgas wesentlich in Betracht kommen. Thatsächlich ist bei solchen Experimenten mit verschiedenen Pflanzen sehr häufig, jedoch nicht ausnahmslos, eine Verminderung des Gesammtvolumens und eine hinter dem aufgenommenen Sauerstoffvolumen zurückbleibende Ausgabe von Kohlensäure beobachtet. Saussure[4]) fand solches für grüne, zuvor beleuchtete Pflanzentheile allgemein, doch blieb bei Verwendung fleischiger Pflanzentheile die producirte Kohlensäure weiter hinter dem consumirten Sauerstoffvolumen zurück, als bei Operation mit nicht fleischigen Pflanzentheilen, welche auch sehr bald nach dem Verdunkeln Kohlensäure ausgaben. Uebrigens hat Saussure gleichsinnige Aenderungen im Gasgemenge beobachtet, als er mit fleischigen Wurzeln arbeitete, und Grischow[5]) berichtet Aehnliches für Hutpilze. Ferner kamen Dehérain und Moissan[6]), für verschiedene Pflanzentheile zu ähnlichen Resultaten und bemerkten, dass das exhalirte Kohlensäurevolumen bei niederer Temperatur erheblicher hinter dem verbrauchten Sauerstoffvolumen zurückblieb als bei höherer Temperatur.

Nach weiteren Untersuchungen Moissan's[7]), welche dieses für verschiedene Pflanzen und Pflanzentheile bestätigen, sollen bei einer gewissen, spezifisch verschiedenen Temperatur die Volumina von Kohlensäure und Sauerstoff gleich ausfallen und bei noch weiter gesteigerter Temperatur soll von dem letztgenannten Gase ein hinter der gebildeten Kohlensäure zurückbleibendes Volumen verbraucht werden. Diese gasometrischen Erfahrungen bieten aber keine zweifellose Garantie, dass sie den realen Ausdruck für die wirklich im Athmungsprozess verbrauchten, resp. producirten Gase vorstellen. Denn mit der Temperatur ändern sich auch die Absorptionsverhältnisse, und u. a. kommt in Betracht, dass das abgeschlossene Luftgemenge um so schneller ärmer an Sauerstoff wurde, je thätiger die Athmung war. In dieser dürfte übrigens sehr wohl die Relation von Sauerstoff und Kohlensäure mit der Temperatur veränderlich sein können.

---

1) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 64. 2) Sur la respiration 1875, p. 6.

3) Einige Beobachtungen über die in Rüben absorbirten Gase bei Heintz (Bot. Jahresb. 1873, p. 360), für Kürbiskeimlinge bei Laskovsky (Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 223). Vgl. Kap. III. — Ueber Absorption von Gasen in Zellwänden Böhm, Annal. d. Chem. 1877, Bd. 185, p. 257.

4) Rech. chimiqu. 1804, p. 61, 110, 126; Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 151.

5) Ueber die Athmung d. Gewächse 1819, p. 161. — In dieser Arbeit findet sich auch vielfache Bestätigung der Saussure'schen Versuche. — Mit Hutpilzen experimentirte auch Marcet, Mém. d. l. soc. d. physique d. Génève 1836, Bd. 7, p. 191. Versuche mit Orobanche bei Lory, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 160. Versuche mit anderen Pflanzen auch bei Garreau, ebenda 1851, III sér., Bd. 15, p. 10.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 342.

7) Ebenda 1878, VI sér., Bd. 7, p. 322.

Bei welchen einzelnen Stoffmetamorphosen gasförmige Produkte entstehen, und welchen Einfluss auf den Gasaustausch eventuell die Verarbeitung bestimmter Stoffe, ausser Kohlehydraten und Fetten, hat, ist noch nicht sicher ermittelt. Da auch die stärkehaltigen Samen von Phaseolus, Pisum, Vicia faba, nach den Versuchen von Saussure und Sachsse, ein dem verbrauchten Sauerstoff ungefähr gleiches Volumen Kohlensäure bilden, so hat also die massenhafte Produktion von Asparagin aus Eiweissstoffen keinen Einfluss auf die besagten Volumverhältnisse. Dieserhalb ist natürlich das Fehlen eines direkten Zusammenhanges mit Athmungsprozessen nicht erwiesen, kann aber auch nicht unbedingt behauptet werden, obgleich wahrscheinlich im Athmungsprozess dauernde Zerspaltungen von Eiweissstoffen wirksam sind. In wie weit, abgesehen von der Verarbeitung fetten Oeles, die Entstehung von sauerstoffreicheren aus sauerstoffärmeren Produkten oder die umgekehrte Verwandlung einen Einfluss auf den Gaswechsel hat, ist noch nicht untersucht[1].

Intramolekulare Athmung.

§ 70. Wird lebensthätigen Pflanzen oder Pflanzentheilen der Sauerstoff entzogen, indem sie in Wasserstoff, Stickstoff u. s. w. oder in einen luftleeren Raum gebracht werden, so dauert die Entwicklung von Kohlensäure fort, und eine entsprechende Zunahme des umgebenden Gasvolumens ist jetzt die naturgemässe Folge. Zugleich entstehen andere Produkte, die während der Sauerstoffathmung fehlen oder wenigstens in geringer Menge auftreten. Zu den erst nach Sauerstoffabschluss sich ausbildenden Stoffen gehört Alkohol, der, wenn wir von Spaltpilzen absehen, bisher in allen Pflanzen, wenn auch zuweilen in nur geringer Menge gefunden und nur in Polyporus destructor von Müntz[2] vermisst wurde. Ausserdem stellen sich organische Säuren, unter diesen Essigsäure, reichlicher ein, und Geruch, sowie Geschmack von Aepfeln, Pflaumen und anderen Früchten verrathen die Bildung von Stoffen, welche während der Sauerstoffathmung fehlen. Gewöhnlich ist das einzige gasförmige Produkt Kohlensäure, doch tritt neben dieser Wasserstoff auf, wenn Mannit verarbeitet wird. Ausser in Abhängigkeit von dem plastischen Materiale sind die Produkte auch spezifisch variabel, und die verhältnissmässigen Mengen ändern sich augenscheinlich mit Fortdauer der Sauerstoffentziehung. Dieserhalb wird auch keine fest bestimmte Relation zwischen Alkohol und Kohlensäure gefunden.

Obgleich die Gährungsvorgänge im folgenden Paragraphen gesondert besprochen werden sollen, so dürfen wir doch auch hier schon einige Rücksicht auf dieselben nehmen. Denn wir haben die Gährungen als einen in besonderer Weise erweiterten Athmungsstoffwechsel anzusprechen, in welchem freilich mit der Anpassung der Organismen (Spross- und Spaltpilze) spezifische Eigenheiten sich ausbildeten. Zu diesen gehört es auch, dass freier Sauerstoff, sofern er geboten ist, zwar in Menge verbraucht wird, jedoch die Gährungsumsetzungen nicht hemmen muss. Mit dem Mangel vergährungsfähiger Stoffe, auch wenn anderweitig nutzbare Nahrung reichlich geboten ist, verhalten sich Spross- und Spaltpilze mit und ohne Sauerstoff wesentlich wie andere Pflanzen. Die durch

1) Nach Saussure (Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 239) binden unreife, nicht aber reife Weintrauben Sauerstoff. Unser Autor vermuthet hier einen Zusammenhang mit der Bildung der relativ sauerstoffreichen organischen Säuren.

2) Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 86.

Spaltpilze bewirkten verschiedenen Gährungen lehren aber, wie in Abhängigkeit von dem gebotenen Material und den Organismen sehr verschiedenartige Körper entstehen, unter denen verschiedene Gasarten vorkommen, während Alkohol fehlen kann.

Zum Unterhalt der intramolekularen Athmung dienen plastische Materialien im analogen Sinne wie in der Sauerstoffathmung. Der Consum von Kohlehydraten in den im sauerstofffreien Raum gehaltenen Früchten u. s. w. ist von verschiedenen Forschern festgestellt[1]), ebenso wird die Verbreitung von Mannit durch die schon erwähnte Entwicklung von Wasserstoff angezeigt. Indess können nicht wenige Körper nur bei Sauerstoffzutritt verarbeitet werden. So kann z. B. nur unter dieser Bedingung der Alkohol den Sprosspilzen zur Nahrung dienen, und ebenso verhält es sich mit vielen Stoffen, die in den durch Spaltpilze vermittelten Gährungen entstehen.

So lange turgescente Pflanzen lebendig sind, wird in ihnen Kohlensäure durch intramolekulare Athmung erzeugt, und mit dem Erlöschen dieser kann deshalb die Pflanze auch durch Sauerstoffzufuhr nicht zum Leben zurückgerufen werden. Wie alle vom Leben abhängigen Funktionen mit ungünstigen Verhältnissen geschwächt werden, verringert sich auch allmählich die intramolekulare Athmung. Das Leben vergänglicher Blüthen kann schon nach wenigen Tagen im sauerstofffreien Raum erloschen sein, in einem solchen fand Brefeld[2]) für Weintrauben während 10—16 Tagen reichliche Kohlensäurebildung, die erst nach 4—6 Wochen ganz erlosch. Dieses war für einige Keimpflanzen erst nach 5—6 Wochen, in Erbsenkeimlingen sogar erst nach 3 Monaten erreicht, nachdem ein die Pflanzentheile um das 7—8fache übertreffendes Volumen Kohlensäure gebildet worden war. In den Versuchen von Lechartier und Bellamy[3]) entwickelten Birnen, Aepfel und andere Früchte während 5 Monaten und selbst noch länger Kohlensäure, von der z. B. 1762 ccm entstanden, als 2 Birnen (= 282 gr) in einem sauerstofffreien Raum gehalten wurden. Nach den bisherigen Versuchen wird in der ersten Zeit nach Sauerstoffabschluss ebensoviel Kohlensäure gebildet, als in der normalen Athmung producirt worden wäre.

Vergleichende Versuche über die mit und ohne Sauerstoff gebildete Kohlensäure wurden von Wortmann[1]) mit jungen Keimlingen von Vicia faba, sowie von Phaseolus vulgaris und multiflorus angestellt. Der Sauerstoffabschluss war erzielt, indem die Keimlinge durch das sperrende Quecksilber in das Vacuum einer Barometerröhre gebracht wurden. Die in das Vacuum eingetretene Gasmenge entsprach der producirten Kohlensäure, da nur dieses Gas auftrat. Die Ermittlung der normalen Athmung geschah an gleichartigen Objekten in Absorptionsröhren, in welchen auf dem sperrenden Quecksilber sich Kalilauge befand. Die Volumverminderung der eingeschlossenen Luft diente so als Maass für die entstandene Kohlensäure. In der nachstehenden Tabelle sind einige der von Wortmann (mit Vicia faba?) erhaltenen Resultate mitgetheilt. Die mit N überschriebenen Verticalcolumnen beziehen sich auf normale, die mit J überschriebenen auf intramolekulare Athmung.

---

1) Lechartier u. Bellamy, Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 466; Pasteur, Etude s. l. bière 1876, p. 260; de Luca, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 6, p. 302.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 327.

3) Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1204. — Vgl. auch ebenda 1874, Bd. 79, p. 949 u. 1006.

4) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. II, p. 500.

Anzahl der Samen		Gewicht gr		Versuchsdauer Stunden		Gebildete CO_2 ccm		CO_2 auf 1 gr u. 1 Stunde berechnet ccm	
N	J	N	J	N	J	N	J	N	J
5	5	3,66	3,52	5	7	2,4	2,75	0,13	0,11
7	5	5,07	3,57	11	7	6,35	1,99	0,089	0,079
8	7	4,545	4,99	8	7	3,53	3,518	0,096	0,100
7	6	5,185	4,3	7	7	3,495	2,807	0,097	0,093

Wenigstens auf gleiches Gewicht der Keimlinge bezogen, ist kein Unterschied in der durch normale, resp. intramolekulare Athmung gebildeten Kohlensäure zu bemerken. Gleiches Resultat (l. c. p. 508) lieferten Experimente mit Blüthenköpfen von Doronicum caucasicum und in Wachsthum begriffene Stengeltheile von Paeonia peregrina. Auch stimmt hiermit überein ein Versuch, welchen Moissan[1]) mit einem knospentragenden Zweige von Aesculus hippocastanum anstellte. Mit Verlängerung der Versuchsdauer müssen die Werthe für intramolekulare Athmung zu gering ausfallen, da die Kohlensäurebildung allmählich abnimmt. So fand u. a. Wortmann (l. c., p. 513) bei Verwendung von 6 Keimlingen von Vicia faba, deren Gewicht 4,3 gr war, pr. Stunde folgende Mengen Kohlensäure im Vacuum gebildet: 1 Stunde nach Beginn des Versuches 0,584 ccm; 2 Stdn. 0,504 ccm; 3 Stdn. 0,451 ccm; 5 Stdn. 0,306 ccm; 7 Stdn. 0,284 ccm. Uebrigens scheint, insbesondere im Anfang, die Kohlensäurebildung schnell abzunehmen, da die Senkung bei Vergleich aufeinanderfolgender Tage eine nur allmähliche ist. In einem Versuche Wortmann's gaben 8 Keimlinge von Vicia faba (= 4,759 gr) im Vacuum an Kohlensäure: am 1. Tage der Versuchsreihe 5,701 ccm; am 2. Tage 5,417 ccm; am 4. Tage 4,608 ccm; am 6. Tage 4,329 ccm.

Nach Lechartier, Brefeld, Wortmann war das entwickelte Gas reine Kohlensäure, doch tritt gewiss zunächst auch vielfach von dem in der Pflanze enthaltenen Stickgas in die Umgebung über. Die Entwicklung von Wasserstoff in der intramolekularen Athmung scheint (abgesehen von Spaltpilzen) an die Verarbeitung von Mannit geknüpft zu sein. Denn Müntz[2]) fand, dass immer nur diejenigen Hutpilze Wasserstoff gaben, in welchen Mannit vorhanden war (vgl. § 56), und in diesen hörte die Bildung des fraglichen Gases sogleich nach Zutritt von Sauerstoff auf. Die Menge des producirten Wasserstoffes, wenn die Hutpilze in reine Kohlensäure gebracht waren, fiel ziemlich ansehnlich aus, da u. a. 200 gr frischer Agaricus campestris in 36 Stunden 30,03 ccm Wasserstoff lieferten. Nach de Luca[3]) bildeten auch Wasserstoff bei Aufenthalt in reiner Kohlensäure die Blätter, Blüthen und unreifen Früchte von Oliven, ferner die Blätter von Liguster, Platane und Eugenia australis. Unter diesen ist für Oliven und für Liguster[4]) das Vorhandensein von Mannit constatirt, während dessen Vorkommen in den beiden andern Pflanzen durch die Entwicklung des Wasserstoffs wahrscheinlich wird. Die Abhängigkeit der Wasserstoffentwicklung von der Mannitverarbeitung wird noch weiter dadurch dargethan, dass reife Olivenfrüchte keinen Mannit enthalten, aber auch keinen Wasserstoff entwickeln. Auch liefert Mannit, der übrigens durch Addition von Wasserstoff aus Glycose darstellbar ist, beim Vergähren durch Sprosspilze Wasserstoff[5]). Die älteren, später bestrittenen Angaben Humboldt's[6]) und Marcet's[7]) über Produktion von Wasserstoff in Hutpilzen dürften durch Operation in sauerstofffreien, resp. ungenügend sauerstoffhaltigen Gasgemengen ihre Erklärung finden.

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 7, p. 336.

2) Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 67. Die Arbeit ist abgedruckt in Boussingault, Agronomie etc. 1878, Bd. 6, p. 211. — Die Entwicklung von H aus Schimmelpilzen beobachtete Selmi (Botan. Jahresb. 1876, p. 116).

3) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 6, p. 292.

4) Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871, p. 611.

5) Vgl. Muntz, l. c., p. 80. Vgl. auch Cugini, Bot. Jahresb. 1875, p. 288, u. 1876, p. 116.

6) Aphorismen aus d. chem. Physiol. d. Pflanzen 1794, p. 122.

7) Annal. d. chim. et d. physique 1829, Bd. 40, p. 321.

Alkoholbildung. Die Menge des bei Ausschluss von Sauerstoff auftretenden Alkohols ist ziemlich veränderlich, wie aus den Bestimmungen von Pasteur, Brefeld und Müntz[1]) zu ersehen ist. Nach Brefeld (l. c., p. 327) überschritt der Alkohol in Blättern und Blüthen nicht 1/2 Proc. des Frischgewichts, erreichte dagegen in Kirschen 1,8 — 2,5 Proc., in Erbsenkeimlingen sogar 5 Proc. Nach den Beobachtungen Brefeld's an Weintrauben kann auch der Alkoholgehalt bei fortgesetzter intramolekularer Athmung sich wieder verringern, vermuthlich indem er zur Bildung von Aetherarten verwandt wird. Schon diese Bemerkung sagt, dass eine bestimmte Relation zwischen Alkohol und Kohlensäure nicht besteht, und ausserdem, wie auch noch andere Erfahrungen lehren, die Produkte mit Fortdauer der Sauerstoffentziehung bis zu gewissem Grade variabel sind.

Eine Fortdauer der Kohlensäurebildung nach Ausschluss von Sauerstoff ist schon vor langer Zeit, u. a. von Rollo[2]), Saussure[3]) und Bérard[4]) beobachtet worden. Indess wurde auf dieses Phänomen früher kein Werth gelegt, ebenso nicht auf die Alkoholbildung, welche nach verschiedenen Forschern sich in Früchten u. s. w. im sauerstofffreien Raume einstellen soll[5]). Oefters dürften übrigens hierbei Sprosspilze mitgewirkt haben, und in den eine Kohlensäurebildung constatirenden Experimenten ist wohl nicht immer die grösste Sorgfalt auf vollkommenen Ausschluss von Sauerstoff verwandt worden. Entscheidend für die Produktion von Kohlensäure und Alkohol ohne Mitwirkung von Gährungsorganismen wurden die Experimente von Lechartier und Bellamy (l. c.), Pasteur[6]), Traube[7]), Brefeld (l. c.) und Müntz (l. c.). In manchen Versuchen der erstgenannten Forscher mögen übrigens noch Gährungspilze mitgespielt haben, deren Fehlen in anderen Experimenten, insbesondere auch denen Brefeld's, sorgfältig constatirt wurde. In der That muss Sorgfalt auf den Ausschluss dieser Organismen gelegt werden, da dieselben, wenn sie auf der Oberfläche von Früchten sich ansiedeln, nach Nägeli[8]) eine in das Innere dieser sich fortsetzende Wirkung erzielen können.

Gährung.

§ 71. Die oft sehr ausgedehnten Stoffumwandlungen, welche durch Spross- und Spaltpilze (Fermentorganismen) gelöste oder auch feste organische Körper erfahren, werden Gährung genannt, sofern eben nicht allein Produkte vollständiger Verbrennung entstehen. Die Gährungsprodukte sind je nach den spezifischen Eigenschaften des Fermentorganismus verschiedener Art, übrigens auch abhängig von den zur Verarbeitung kommenden Stoffen. Während die Sprosspilze nur Zucker, unter Bildung von Alkohol und Kohlensäure, zu vergähren vermögen, erzeugen Spaltpilze verschiedene Gährungen, welche nach den hauptsächlich sich bemerkbar machenden Produkten als Milchsäuregährung, Buttersäuregährung, schleimige Gährung, Essigsäuregährung, faulige Gährung (Fäulniss) u. s. w. benannt werden. Im Allgemeinen hängt die Qualität der Gährung aber auch von der wirkenden Spaltpilzform ab, so dass z. B. eine Zuckerlösung der Milchsäuregährung, Buttersäuregährung oder Schleimgährung anheimfällt, je nachdem dieser oder jener Spaltpilz die Umsetzung besorgt. Die

---

1) L. c. u. Annal. d. chim. et d. physique 1878, V sér., Bd. 13, p. 545. Diese Versuche wurden mit ganzen, in Blumentöpfen befindlichen Pflanzen ausgeführt.

2) Annal. d. chimie 1798, Bd. 25, p. 42.

3) Rech. chimiqu. 1804, p. 201.

4) Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 16, p. 174. — Aus jüngerer Zeit vgl. Broughton, Bot. Ztg. 1870, p. 647; Pfeffer, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1871, Bd. 1, p. 34.

5) So Dumont (Neues Journal f. Pharmacie 1819, Bd. 3, p. 568); Döbereiner (Gilbert's Annal. d. Physik 1822, Bd. 72, p. 430). Andere Lit. bei Döpping u. Struve, Journal f. prakt. Chem. 1847, Bd. 41, p. 271.

6) Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1056 u. l. c.

7) Bericht d. chem. Ges. 1874, p. 885.

8) Theorie d. Gährung 1879, p. 43.

Natur des zu verarbeitenden Materiales macht sich übrigens auch in den Produkten bemerklich, und es ist schon im vorigen Paragraphen mitgetheilt, dass Wasserstoff in der Alkoholgährung nur auftritt, wenn Mannit, nicht aber wenn andere Zuckerarten durch Sprosspilze umgesetzt werden[1].

Die Sprosspilze haben überhaupt nur die Fähigkeit, Gährung zu erzeugen, wenn ihnen bestimmte Zuckerarten geboten sind, und vermögen unter anderen den Milchzucker nicht zu vergähren, welcher ihnen bei Sauerstoffzutritt als Nahrung dienen kann. Eine derartige Beschränkung gilt auch für Spaltpilzformen, wie denn z. B. der Alkohol zu Essigsäure oxydirende Organismus in Zuckerlösung keine Gährung hervorbringt. Der Wirkungskreis mancher anderer Spaltpilzformen scheint allerdings ausgedehnter zu sein, doch ist zur Zeit nicht ermittelt, welche Materialien einem bestimmten Spaltpilz geeigneten Gährungsboden bieten können. Die experimentelle Beweisführung ist nicht so einfach, da gar leicht sich andere Spaltpilze einschleichen und so Gährungen zu Stande kommen, wenn solche auch derjenige Spaltpilz nicht zu erzeugen vermag, welchen man dem Versuch unterwerfen wollte. Auf diese Frage soll indess hier nicht näher eingegangen und ebenso nicht weiter discutirt werden, in wie weit die verschieden wirkenden Spaltpilze besondere Species oder nur Züchtungsformen einer Art sind[2]. Ueberhaupt können die Gährungen hier nur in gedrängter Kürze und nur in soweit behandelt werden, als dadurch physiologische Funktionen der Organismen erhellt werden.

Unter den Gährungsprodukten scheint Kohlensäure nie gänzlich zu fehlen und ist öfters das einzige gasförmige Produkt. In den Spaltpilzgährungen treten häufig auch andere Gase, wie Wasserstoff, Kohlenwasserstoffe, Schwefelwasserstoff auf und machen sich u. a. bei der Fäulniss durch üblen Geruch bemerklich. Aethylalkohol kann in den Spaltpilzgährungen fehlen, tritt indess in anderen Fällen ziemlich reichlich auf[3], so dass hinsichtlich der Produkte nur graduelle Unterschiede zwischen den durch Spaltpilze und Sprosspilze erzeugten Gährungen bestehen. Eine ganz glatte Zerspaltung in die vorherrschend auftretenden Stoffe findet wohl niemals statt. In der Vergährung des Zuckers durch Sprosspilze, für welche allein in dieser Hinsicht genauere Untersuchungen vorliegen[4], werden etwa 6 Proc. des verschwindenden Zuckers nicht zu Alkohol und Kohlensäure zerspalten, sondern zur Bildung von Glycerin, Bernsteinsäure und anderen Stoffen verwendet. Solche Nebenprodukte scheinen im Allgemeinen reichlicher sich einzufinden, wenn den Gährungsorganismen ungünstige Lebensbedingungen geboten sind. Dem entsprechend fand Brefeld[5] im Verhältniss

---

1) Näheres über verschiedene Gährungen bei Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1874; A. Mayer, Lehrbuch d. Gährungschemie 1876, II. Aufl. — Ferner sind verschiedene Gährungen beschrieben von Fitz, Bericht d. chem. Ges. 1873, Bd. 6, p. 48; 1878, Bd. 10, p. 276; 1879, Bd. 11, p. 42 u. 498; 1879, Bd. 12, p. 474; 1880, Bd. 13, p. 1309. — In den oben citirten Schriften ist auch Weiteres über die Gährungsvorgänge zu finden.

2) Vgl. Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 21, u. die interessanten Untersuchungen Buchner's über Milzbrandbakterien in Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Febr. 1880, p. 368. — Ueber Sprosspilze vgl. Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrb. 1875, Bd. 4, p. 408.

3) Belege in den citirten Arbeiten von Fitz. Vgl. übrigens Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 110 Anmerkg.

4) Pasteur, Annal. d. chim. et d. physique 1860, III sér., Bd. 58, p. 346.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 306. — Andere Arbeiten dieses Autors finden sich ebenda 1874, Bd. 3, p. 1 u. 1875, Bd. 4, p. 405.

zum verarbeiteten Zucker weniger Alkohol gebildet, als Saccharomyces oder Mucor racemosus in reiner Zuckerlösung, ohne Zufügung anderer nothwendiger Nährstoffe, sich befand, und augenscheinlich wurde mit der Fortdauer des Versuches die Bildung anderweitiger Stoffe relativ gesteigert. Ferner lehren Erfahrungen Brefeld's [1]) mit Mucor, dass Nebenprodukte um so reichlicher auftreten, je weniger die Art als Gährungsorganismus zu funktioniren und als solcher taugliche Existenzbedingungen zu finden vermag. Demnach wird eine verhältnissmässig grössere Menge des verschwindenden Zuckers in Alkohol und Kohlensäure gespalten, wenn der noch sehr gährtüchtige Mucor racemosus die Umsetzung bewirkt, als dann, wenn an Stelle dieses Mucor mucedo oder gar der noch weniger gährtüchtige Mucor stolonifer tritt.

In den Mucor-Arten lernen wir Pilze kennen, welche zwar normalerweise auf Mist oder sonstigen Substraten, also nicht als Gährungsorganismen leben, jedoch in Zuckerlösung untergetaucht Alkoholgährung erzeugen und auch den Hefezellen ähnliche Formen anstreben. Andere Schimmelpilze dagegen, wie Penicillium glaucum, Botrytis cinerea, Oidium lactis, bilden nach Brefeld [2]) keinen Alkohol, wenn sie, ohne Abschluss der Luft, in Zuckerlösung untergetaucht gehalten werden, während mit Ausschluss des Sauerstoffs, wie in anderen Pflanzen, Alkohol in ihnen entsteht, mögen sie in Luft oder in Zuckerlösung sich befinden. In letzterem Falle scheint das etwas reichlicher Alkohol bildende Oidium lactis ein wenig Zucker der umgebenden Lösung zu vergähren, während in Penicillium und Mycoderma nach Brefeld sich die Alkoholbildung auf das in den Zellen zuvor vorhandene Material beschränken dürfte.

Unter den Pilzen gibt es also graduelle Abstufungen von Organismen, die fakultativ vorzüglich Alkoholgährung erregen können, bis zu anderen, denen Gährvermögen kaum oder gar nicht zukommt. In diesen letzteren entstehen aber, wie in anderen Pflanzen, mit Ausschluss des Sauerstoffs die im vorigen Paragraphen genannten Produkte der intramolekularen Athmung, unter denen, wie schon bei wenig gährtüchtigen Pilzen, neben Alkohol und Kohlensäure andere Stoffe reichlich auftreten. Somit ist in den Gährungsorganismen eine der Anlage nach in allen höheren Pflanzen vorhandene Fähigkeit in weitgehender Weise ausgebildet. Damit hängt es auch zusammen, dass sich die umsetzende Wirkung auf die in der umgebenden Flüssigkeit gebotenen Stoffe erstreckt, und dass Luftzutritt die Gährung nicht hemmt, ja sogar beschleunigen kann. Das letztere ist offenbar eine Folge einer durch Sauerstoffzufuhr gesteigerten Lebensthätigkeit, durch welche ja allgemein Funktionen der Organismen gekräftigt werden. Die nun einmal massenhafte Umsetzung ist jedenfalls ein Grund mit, dass von dem verarbeiteten Materiale nur eine geringe Menge gänzlich verbrannt wird. Ausserdem sind aber auch vermöge spezifischer Eigenschaften die Gährungsorganismen zur Vermittlung vollständiger Verbrennung nach Nägeli [3]) mit wenig Ausnahmen in minderem Grade befähigt, als Pilze, denen Gährtüchtigkeit abgeht.

1) L. c. 1876, p. 308.

2) L. c. 1876, p. 315. — Andere derartige Versuche von Pasteur, Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 786, u. Etude s. l. bière 1876, p. 99.

3) Theorie d. Gährung 1879, p. 116.

Die Gährthätigkeit ermöglicht Gährungsorganismen Wachsthum und Vermehrung ohne Sauerstoff, doch können mit Zutritt dieses jene Organismen auch ohne Gährthätigkeit fortkommen. Mit nicht vergährungsfähigen Stoffen, wie mit Milchzucker oder Alkohol ernährt, gedeihen Sprosspilze in einer Flüssigkeit, der Luft zugeführt wird, und mit Sauerstoffabschluss kommt jetzt intramolekulare Athmung nur in dem Umfang wie bei anderen Pflanzen zum Vorschein. Die Sprosspilze und wohl ebenso alle Spaltpilze können also unter gegebenen Verhältnissen, wie andere nicht gährungserregende Organismen, unter Mitwirkung der normalen Sauerstoffathmung gedeihen. Es gilt dieses auch für den Spaltpilz, welcher durch partielle Oxydation die Bildung von Essigsäure aus Alkohol vermittelt und der allerdings nach Nägeli (l. c. p. 111) in Jahresfrist nicht so viel Substanz zu Kohlensäure und Wasser verbrennt, als eine gleiche Zahl von Micrococcus-Pilzen in einer Woche. Doch bewirkt hier die vom Essigpilz über der Flüssigkeit gebildete Haut, dass genügender Sauerstoff nur zu den ganz oberflächlich gelegenen Spaltpilzen gelangt, und mit Mangel des Alkohols wird endlich die producirte Essigsäure ganz verbrannt, wenn fortgesetzt Sauerstoff Zutritt findet. Unter solchen Umständen vermögen überhaupt Spross- und Spaltpilze die durch Gährung erzeugten organischen Produkte zur Ernährung und im normalen Athmungsprozess zu verwenden. Die in diesem erreichte vollkommene Oxydation, mittelst der allerdings auch eine Zelle verhältnissmässig grosse Stoffmengen allmählich verwandeln kann, wollen wir doch dieserhalb nicht Gährung nennen, während die zur Essigsäurebildung führende partielle Oxydation als »Oxydationsgährung«[1]) bezeichnet werden soll.

In den durch Gährungsorganismen erzielten Umwandlungen können auch isolirbare Fermente eine Rolle mitspielen, die, einmal gebildet, natürlich auch ausserhalb der Zellen und unabhängig vom Leben wirken. In der That scheiden, wie schon früher mitgetheilt wurde (§ 56 u. 59), Sprosspilze invertirende und diastatische Fermente[2]), Spaltpilze ausserdem auch peptonisirende und Zellhaut lösende Fermente aus. Die eigentliche Gährthätigkeit, die mit Kohlensäureprodukten verbundene Bildung von Alkohol, Milchsäure u. s. w., auch die Oxydation des Alkohols zu Essigsäure, ist durchaus an die Lebensthätigkeit des Protoplasmas gekettet und erlischt, wenn diese durch Tod aufgehoben oder durch Chloroform, Thymol u. s. w. gehemmt wird[3]).

Die Ursache der Umsetzungen in der intramolekularen Athmung und in den sich anschliessenden Gährungsvorgängen ist also in Zerspaltungen zu suchen, welche sich zwischen den Molekülen des gleichsam wie ein Ferment wirkenden lebendigen Protoplasmas abspielen. Voraussichtlich bleiben in der intramolekularen Athmung die Umsetzungen auf das Protoplasma beschränkt, doch dürften in den Gährungsvorgängen nach Nägeli[4]) die im Protoplasma erzielten Bewegungszustände sich derart in die Zellhaut und bis in die nächst umgebende

---

1) Dahin gehört auch die § 48 erwähnte Umbildung von Ammoniak in Salpetersäure.

2) Liebig (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1869, Bd. 2, p. 329) hat zuerst Invertirung und Gährung als zwei besondere Vorgänge angesprochen.

3) Vgl. § 62. — Nach Lechartier u. Bellamy (Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 1035), sowie nach Gayon (ibid. p. 1036) hemmen Aether, Chloroform u. s. w. auch die intramolekulare Athmung in Früchten.

4) L. c., p. 31.

Flüssigkeit fortpflanzen, dass die in diesen gelösten Zuckermoleküle in Schwingungen gerathen, welche unter Zerreissung des bisherigen molekularen Verbandes zur Bildung von Alkohol und Kohlensäure führen. Dieses zugegeben, wären die Gährungsvorgänge eine intramolekulare Athmungsthätigkeit, die durch eine über das Protoplasma hinausgehende Fortpflanzung der Umsetzung erweitert wurde. Somit käme Gährthätigkeit zu Stande, wenn durch intramolekulare Thätigkeit im Protoplasma geeignete und ausreichende Bewegungszustände geschaffen werden und ausserhalb der Zelle Stoffe geboten sind, deren Moleküle in zur Zerspaltung ausreichende Mitschwingung gesetzt werden. Die Unfähigkeit der Sprosspilze, Milchzucker (wahrscheinlich auch Rohrzucker) zu vergähren, wäre, da ja die intramolekulare Athmung fortdauert, in der Beschaffenheit der bezüglichen Zuckerart zu suchen. Der spezifisch verschiedene intramolekulare Bewegungszustand würde aber die Ursache sein, dass verschiedene Gährorganismen ungleiche Produkte aus gleichem Materiale bilden. Dahin zählt auch als spezieller Fall die Essiggährung, in welcher, wenn ein Spaltpilz die Oxydation ausserhalb der Zelle bewirken soll, durch die Thätigkeit dieses, die Moleküle und Atome des Alkohols in Schwingungen versetzt werden müssen, welche, mit Ueberwindung eines Theiles der bisherigen Affinitäten, den Eingriff des Sauerstoffs ermöglichen, dessen Atomen durch den Spaltpilz vielleicht gleichfalls besondere Bewegungszustände mitgetheilt werden. Die Unfähigkeit anderer Organismen, Gährungen zu erzeugen, würde dann eine Folge der ungeeigneten oder unzureichenden intramolekularen Schwingungen sein.

Zu Gunsten der obigen Hypothese führt Nägeli (l. c., p. 46) die bei Luftzutritt in manchen Alkoholgährungen ziemlich erhebliche Bildung von Essigäther an. Da diese Verbindung nicht auftritt, wenn präformirte Essigsäure in der gährenden Flüssigkeit vorhanden ist, ihre Entstehung also offenbar auf ein Zusammentreffen von Alkohol und Essigsäure im status nascens gekettet ist, so würden, um dieses zu erreichen, beide Körper ausserhalb der Zellen entstehen müssen, da der Alkohol durch Sprosspilze, die Essigsäure durch einen Spaltpilz gebildet wird. — Ein anderes Argument entnimmt Nägeli (p. 76) der merkwürdigen Thatsache, dass in einer zuckerhaltigen Gährflüssigkeit, der neben viel Sprosspilzen nur wenig Spaltpilze zugesetzt wurden, diese letzteren einmal keine Gährung erregen und sogar allmählich zu Grunde gehen, obgleich die Flüssigkeit für die Spaltpilze ein guter Nährboden ist und bleibt, und in derselben nach Entfernung der Hefe die bezüglichen Spaltpilze die ihnen eigenthümlichen Gährungen sogleich erzielen. Dieses Verhalten wird erklärlich, wenn durch die Sprosspilze die in der umgebenden Flüssigkeit vorhandenen Zuckermoleküle so energisch in die spezifischen, endlich zur Zerspaltung in Kohlensäure und Alkohol führenden Schwingungen gesetzt werden, dass die andersartigen, von den Spaltpilzen angestrebten Bewegungszustände nicht zur Geltung kommen können. Damit wäre, wie es auch die Erfahrung zeigt, die Gährung unterdrückt, falls gährende Hefezellen genügend dicht in der Flüssigkeit gelagert sind. Zugleich pflanzen sich aber auch die bezüglichen Schwingungen in die Spaltpilze selbst fort und der Stillstand dieser würde noch ferner daraus entstehen, dass in ihnen der Entwicklung ungünstige Bewegungszustände erzielt werden.

Ferner führt Nägeli (l. c., p. 40 u. 51) die Entfärbung von Lakmustinktur an, welche trotz Sauerstoffzutritt Hefezellen und andere Gährungsorganismen, nicht aber Schimmelpilze erzeugen. Da der Farbstoff in das Protoplasma nachweislich nicht eindringt, so muss ausserhalb dieses die Entfärbung zu Wege kommen, welche nur durch Entziehung von Sauerstoff bewirkt wird, da durch Schütteln der abfiltrirten Flüssigkeit mit Luft die blaue Farbe wieder herzustellen ist. Auch die im vorigen Paragraph schon beiläufig erwähnten Veränderungen, welche Hefezellen im Innern von Aepfeln und anderen Früchten erzeugen, wenn sie nur der Cuticula anhaften, scheinen auf eine über die Zelle hinausgehende Gährwirkung hinzuweisen. Verschiedene Betrachtungen führen Nägeli dahin (p. 83), für Spross-

hefezellen den Radius der Wirkungssphäre, vom Mittelpunkt der Zelle ab gerechnet, auf das 2 bis 5fache des Zelldurchmessers (= 0,01 mm) zu veranschlagen. Nägeli vermuthet, dass die Zerspaltungen in den Gährungsvorgängen zum grösseren Theil ausserhalb der Zellen zu Stande kommen. Der ansehnliche Stoffumsatz erfordert übrigens solches nicht, wäre vielmehr mit einem Verlauf der gesammten Umsetzung im Innern der Zellen verträglich, da mit der Kleinheit der Zellen natürlich sehr günstige Verhältnisse für einen relativ ansehnlichen Stoffaustausch geboten sind (Nägeli, l. c., p. 31).

Mit Rücksicht auf die sehr geringe Wirkungssphäre ist es natürlich, dass die Gährungsvorgänge sich nicht in eine durch Pergamentpapier von den Gährungsorganismen getrennte Flüssigkeit fortpflanzen [1]). Auf die verschiedenen Fermentwirkungen, welche auch durch die Diosmose gestattende Scheidewände zur Geltung kommen [2]), kann hier nicht weiter eingegangen werden. Ausser derartigen Experimenten erbrachten andere Versuche, in denen die Organismen durch Hitze getödtet und Zutritt neuer Keime verhindert wurde, den Beweis, dass Gährung und Fäulniss durchaus von der Thätigkeit niederer Organismen abhängig sind. Besonders wurden in dieser Hinsicht die ausgedehnten Arbeiten Pasteur's [3]) entscheidend, in denen zugleich die Frage nach Urzeugung im negativen Sinne erledigt wurde.

Eingriff von Sauerstoff. Durch Versuche Pasteur's [4]) und anderer Forscher ist bekannt, dass Gährungsorganismen den Sauerstoff, wo er geboten ist, reichlich und energisch aufnehmen. Aber selbst bei bester Zufuhr von Sauerstoff hört in einer Zuckerlösung die Alkoholgährung nicht auf. Dagegen sollen allerdings nach Pasteur [5]) durch genügende Lüftung die Buttersäuregährung und auch andere Spaltpilzgährungen unterdrückt werden, doch werden erneute Untersuchungen zu entscheiden haben, da die bezüglichen Experimente auch wohl eine andere Deutung zulassen. Nach Nägeli (l. c., p. 17) begünstigt sogar Luftzufuhr das Gährvermögen der Sprosspilze, und die Experimente von A. Mayer [6]), Müntz [7]) u. A. haben entweder keine oder keine auffallende Hemmung der Gährung durch Lüftung ergeben. Die gegentheilige Annahme Pasteur's basirt, wie Nägeli's Kritik (l. c.) zeigt, auf Versuchen, die zu den gezogenen Schlussfolgerungen nicht berechtigen. Vermuthlich ergab sich die gänzliche Unterdrückung von Alkohol, welche Brefeld [8]) erreichte, als eine Folge besonderer, in der Art der experimentellen Prüfung begründeter Verhältnisse. Bei genügendem Sauerstoffzutritt wird zweifellos Gährung durch die Sauerstoff aufnehmende Zelle bewirkt, und diese Gleichzeitigkeit beider Vorgänge kann auch noch, wie bei Nägeli (l. c., p. 21) nachzusehen, durch die mit Lüftung erzielte Bildung von Essigäther gestützt werden.

Ich möchte nun für wahrscheinlich halten, dass in die ausserhalb der Zellen vor sich gehenden Zerspaltungen der Sauerstoff nicht eingreift, indess innerhalb der Zelle Alkoholbildung vermindert oder gar unterdrückt, falls nur geringe Mengen von Zucker intracellular vergohren werden sollten. Mit dieser Annahme schliessen sich die Gährungsorganismen anderen Pflanzen, auch den in Zuckerlösung liegenden Schimmelpilzen, an, welche nur im Innern der Zelle und in dieser nur dann Alkohol bilden, wenn Sauerstoff mangelt. Unsere Annahme würde in noch höherem Grade wahrscheinlich werden, wenn ein Versuch Saussure's [9]) richtig ist. Es soll nämlich kein Alkohol entstanden und ein dem verbrauchten Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure gebildet worden sein, als Hefe, auf Bimsstein vertheilt, in Luft gehalten wurde, denn in diesem Falle wird die Hefe, obgleich der Bimsstein

1) Lit. über derartige Versuche Mayer, Gährungschemie 1876, p. 46.

2) Vgl. § 56 über Filtrationsfähigkeit der Fermente.

3) Annal. d. chim. et d. physique 1862, III sér., Bd. 64, , p. 5. Hier und in Mayer's Gährungschemie p. 62 ist die Lit. zusammengestellt.

4) Compt. rend. 1861, Bd. 52, p. 344 u. 1260; 1863, Bd. 56, p. 416 u. 1189. — Schützenberger u. Quinquaud, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 272. Fernere Belege in Arbeiten Brefeld's, A. Mayer's u. s. w.

5) Compt. rend. 1863, Bd. 56, p. 1192.

6) Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 290, u. 1880, Bd. 25, p. 301.

7) Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 88.

8) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 32.

9) Mémoir. d. l. soc. d. physique d. Génève 1833, Bd. 6, p. 567.

etwas Zuckerlösung erhalten hatte, wesentlich auf die innerhalb der Zelle gebotenen vergährungsfähigen Materialien angewiesen gewesen sein. Ferner producirt Hefe nach Abschluss von Sauerstoff nur etwas Alkohol, wenn ihr der nicht vergährungsfähige Milchzucker geboten ist, auf dessen Kosten mit Luftzutritt ein ganz gutes Wachsen möglich ist. Da aber, wie Nägeli (p. 74) zeigte, die Hefe um so gährtüchtiger ist, je kräftiger sie vegetirt, so könnte immerhin mit der durch Sauerstoffathmung gesteigerten Vegetationsthätigkeit vermehrte Gährung erzielt werden. Jedenfalls hat aber Nägeli gezeigt, dass die Annahme Pasteur's unhaltbar ist, nach welcher die Gährung allein eine Folge des Sauerstoffmangels sein soll.

Um ein Beispiel für den ansehnlichen Stoffumsatz in Gährungsvorgängen zu geben, führe ich hier an, dass in einem von Nägeli (p. 32) mit Bierhefe angestellten Versuche die bei 30° C. in 24 Stunden vergohrene Rohrzuckermenge das auf Trockensubstanz bezogene Gewicht der wirksam gewesenen Hefe um das 40fache übertraf. Dem gegenüber ist die bei Luftzutritt in der Sauerstoffathmung der Sprosspilze verbrannte Zuckermenge, welche in obigem Versuche nicht bestimmt wurde, jedenfalls sehr gering. Nach vollendeter Gährung können die Sprosspilze den producirten Alkohol als Nahrung benutzen und zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Ebenso vermögen ihre Gährprodukte die Spaltpilze zu verarbeiten, deren zerstörende Thätigkeit im Haushalt der Natur von höchster Bedeutung ist. Hierbei müssen die Spaltpilze häufig im Innern organischer Massen, in deren oberflächlichen Schichten der Sauerstoff absorbirt wird, zunächst ohne diesen Körper leben, um dann fernerhin allein, oder im Verband mit Schimmelpilzen, eine weitere Verbrennung der Gährprodukte zu bewerkstelligen[1]. — Wird den Gährungsorganismen Nährmaterial entzogen, so wird auf Kosten des in ihnen verfügbaren Materials die sogen. Selbstgährung eingeleitet, in der nach Nägeli (p. 3) bei Sprosspilzen Zellhauttheile, unter Mitwirkung von Spaltpilzen, zur Verwendung kommen.

Reduktionen. Unter den durch Gährungsorganismen gebildeten Produkten finden sich auch solche, welche nur durch Reduktion ihren Ursprung nehmen können. Dieses gilt u. a. für Wasserstoff, ferner für Schwefel, der in Körnchen in Beggiatoa-Arten entsteht[2], und für Schwefelwasserstoff, welchen diese Organismen und gewisse Spaltpilze entwickeln, wenn Sulfate ihnen geboten sind. Offenbar entstehen diese reducirten Körper, indem ihnen Elemente, welche zuvor an sie gekettet waren, durch mächtigere Affinitäten entrissen werden, die von Kohlenstoffatomen oder anderen Elementen ausgehen[3]. Mit den Reduktionen kommen also im Allgemeinen auch Oxydationen zu Wege, welche zur Kohlensäurebildung führen können, jedoch nicht immer führen müssen. Die reducirten Körper werden wieder auf andere Stoffe wirken und mehr oder weniger weitgehende Reduktionen erzielen können, je nachdem die Einwirkung im status nascens oder nach definitiver Bildung geschieht. Der einmal gebildete Wasserstoff reducirt nach Fitz[4] Sulfate nicht, verwandelt dagegen Nitrate in Nitrite[5], Indigblau in Indigweiss, und führt Invertzucker in Mannit über. Die Sulfatreduktion ist wieder eine spezifische Wirkung gewisser Organismen, die nach Fitz auch ohne Gährung zu Stande kommen kann. Die bis zur Ausscheidung von Schwefel gehende Reduktion vollzieht sich, wie eben das Vorkommen dieses Körpers zeigt, innerhalb der lebendigen Zelle.

Wie die reducirten Körper, werden auch die im Stoffumsatz zur Geltung kommenden Affinitäten zum Sauerstoff und anderen Elementen zu secundären Reaktionen führen. Das ist ja der Fall, wenn ohne Entwicklung von Wasserstoff Indigblau zu Indigweiss, Lakmus zu einem gelblichen Farbstoff reducirt wird, Vorgänge, die bei diesen in das Protoplasma nicht eindringenden Körpern ausserhalb dieses lebendigen Organismus verlaufen und darauf schliessen lassen, dass innerhalb des Protoplasmas noch ansehnlichere Reduktionen erzielt

1) Vgl. Pasteur, Compt. rend. 1863, Bd. 56, p. 1193.

2) Cohn, Beiträge z. Biologie 1875, Bd. 1, p. 176; Warming, Observat. sur quelques Bactéries, Separatabz. aus Vidensk. Meddel. fra d. naturh. Foren. 1876, p. 30 d. Separatabz.

3) Betrachtungen vom chemischen Standpunkt bei Hoppe-Seyler, Physiol. Chem. 1877, p. 116.

4) Bericht d. chem. Ges. 1879, Bd. 12, p. 480.

5) Vgl. Fitz, ebenda 1876, Bd. 9, p. 1349; Griesmayer, ebenda p. 835; Béchamp, Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 158; Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 331.

werden. Welche Produkte der Gährung oder intramolekularen Athmung sekundären Ursprungs sind, ist natürlich schwer oder auch gar nicht zu entscheiden, jedenfalls dürfen nicht alle auftretenden Körper als direkte Produkte des eigentlichen Aktes der intramolekularen Athmung, resp. der Gährungszerspaltung, angesprochen werden. Treten aber mit Zutritt von Sauerstoff gewisse Stoffe nicht auf, so kann dieses zunächst ebensowohl eine Folge weiterer Oxydation oder unterbliebener Bildung sein. Denn letzteres wird ja der Fall sein, sobald Affinitäten durch freien Sauerstoff leichter gesättigt werden, welche mit dem Mangel dieses Gases durch ihre Wirkung auf andere Stoffe ein Zerfallen dieses und damit sekundäre Produkte der intramolekularen Athmung, resp. der Gährungszerspaltung, erzeugen. Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass in der Wechselwirkung von Körpern der gebundene Sauerstoff unter Umständen leichter als der freie Sauerstoff Affinitäten zu befriedigen vermag. Ein weiteres Eingehen auf diesen Gegenstand ist zur Zeit um so weniger möglich, als die allgemeinere Frage noch nicht erledigt ist, in wie weit die Produkte der Spaltpilzgährungen durch Luftzutritt modificirt werden.

Die Beziehungen zwischen intramolekularer und normaler Athmung.

§ 72. Da der gesammte Athmungsprozess, die Abspaltung von Kohlensäure und die Aufnahme von Sauerstoff, mit dem Tode erlischt, so werden also in jedem Falle durch den Stoffumsatz in der lebensthätigen Zelle auch die Affinitäten geschaffen, welche den neutralen Sauerstoff in den Stoffwechsel hineinreissen. Der bezügliche Stoffumsatz, nicht der Sauerstoff, ist die nächste Ursache der Athmung, denn erst durch jenen werden die Bedingungen hergestellt, unter denen die aus den plastischen Stoffen hervorgegangenen Produkte Kohlensäure abspalten und mit mächtigen Affinitäten Sauerstoff anziehen, der vollständig der umgebenden Luft entrissen werden kann. Durch die Lebensthätigkeit der Zelle wird die Athmung erzeugt und regulirt, und diese ist wieder Bedingung, dass die Fackel des Lebens fortglimmt und mit ihr die Ursachen der Athmung fortdauernd geschaffen werden.

Zwischen der intramolekularen Athmung und der Entwicklung der zur Sauerstoffaufnahme führenden Anziehungskräfte besteht aber jedenfalls eine genetische Beziehung, da die in jener neben Kohlensäure auftretenden Produkte nicht mehr entstehen, wenn in genügendem Maasse Sauerstoff geboten ist, während bei unzureichender Menge dieses Sauerstoffathmung und intramolekulare Athmung gleichzeitig nebeneinander fortschreiten. Es geht dieses bestimmt daraus hervor, dass in einem sauerstoffarmen Raume das umgebende Gasvolumen erheblich zunimmt, indem jetzt gegenüber dem consumirten Sauerstoff ein relativ ansehnlicherer Raumtheil Kohlensäure gebildet wird. Ferner ist bei eingeschränktem Sauerstoffzutritt in Pflanzentheilen die Bildung von Alkohol zu constatiren, und wenn diesen Pasteur[1]) gelegentlich in normal aufbewahrten Aepfeln fand, so ist die Ursache offenbar in unzureichender Sauerstoffzufuhr in das Innere dieser Früchte zu suchen.

Wenn wir nun die intramolekulare Athmung als Ursache der Sauerstoffathmung bezeichnen, so soll damit, wie schon § 67 angedeutet ist, nur gesagt sein, dass mit und ohne freien Sauerstoff im lebendigen Organismus der Zelle gewisse molekulare Umlagerungen fortdauern, welche zwar die erste und unerlässliche Ursache für den Athmungsprozess sind, aber sehr wohl zu verschie-

1) Étude sur la bière 1876, p. 260.

denen Ketten von Wechselwirkungen führen können, je nachdem Sauerstoff mangelt oder geboten ist. Derartige Abweichungen sind sogar zu erwarten, denn finden die ja thatsächlich sich ausbildenden Sauerstoff-Affinitäten nicht mehr ihre Befriedigung durch freien Sauerstoff, so werden jene nach anderer Richtung hin wirken, und es ist sehr wahrscheinlich, dass nun durch Wechselwirkung mit Stoffen Umsetzungen herbeigeführt werden, die unterbleiben, wenn der freie Sauerstoff die Affinitäten sättigt. Nach dem Gesetze grösserer Verwandtschaft gehen überhaupt die chemischen Umlagerungen vor sich, und wie ein Körper einen anderen vor der Verarbeitung im Stoffwechsel des Organismus schützen kann, lehren u. a. Schimmelpilze, welche, wenn ihnen Traubensäure geboten ist, zunächst nur die rechts drehende Weinsäure als Nahrung benutzen (§ 47, vgl. auch § 60).

So ist denn auch derzeit nicht bestimmt zu sagen, in wie weit in jenen ursächlichen, mit und ohne Sauerstoff thätigen molekularen Umlagerungen selbst die Bildung der in der intramolekularen Athmung auftretenden Produkte angestrebt wird, resp. ob einige oder alle diese in sekundären Reaktionen entstehen, welche nur mit Sauerstoffmangel eingeleitet werden (vgl. auch den Schluss des vorigen Paragraphen). Wie die Grenze, bis zu welcher intramolekulare Athmung und Sauerstoffathmung identisch verlaufen, ist auch die Phase der Prozesse unbestimmt, in welche der freie Sauerstoff eingreift. Vielleicht geht die Kohlensäure abspaltende Zertrümmerung zeitlich, möglicherweise auch räumlich getrennt von Prozessen vor sich, in welchen der Sauerstoff gebunden wird, doch lässt sich weder diese, noch eine andere Möglichkeit bestimmt erweisen, nämlich dass der Sauerstoff in die Kohlensäure abspaltenden Zertrümmerungen selbst hineingerissen wird. Freilich verlaufen gewisse Sauerstoff verbrauchende Prozesse getrennt von dem eigentlichen Akte der Athmung[1], wie dieses wohl kaum zu bezweifeln ist, wenn beim Keimen ölhaltiger Samen, unter gleichzeitiger Bildung von Kohlehydraten, im Verhältniss zur entstehenden Kohlensäure, mehr Sauerstoff verbraucht wird, als bei der Entwicklung stärkehaltiger Samen.

Auch mögen, wo z. B. der in Pilzen und ebenso wohl in anderen Pflanzen nur mit Sauerstoffzufuhr verwendbare Alkohol in Betracht kommt, durch den Eingriff des Sauerstoffs zunächst nur Verbindungen geschaffen werden, die fähig sind, durch fernere Zertrümmerung die Ursache der Athmung zu werden. Indess ist damit immer noch nicht erwiesen, dass Sauerstoff nicht auch in den Prozess der Kohlensäureabspaltung direkt eingreift, und ein schlagendes Argument hiergegen ist ebenso nicht daraus abzuleiten, dass in der intramolekularen und normalen Athmung gleiche Volumina Kohlensäure gebildet werden. Denn daraus folgt nur, dass in beiden Fällen gleichviel Affinitäten des Kohlenstoffs mit Sauerstoff gesättigt werden, nicht woher dieser stammt, und falls der freie Sauerstoff mitwirkte, könnten beim Fehlen dieses die fortdauernden, mächtigen Anziehungskräfte nunmehr ihre volle Befriedigung finden, indem sie durch Entreissung von Sauerstoff aus anderweitigen Verbindungen eben die Veranlassung zu sekundären Prozessen werden. Da solchen vielleicht auch der Alkohol entspringt, so kann man den Athmungsprozess im strengen Sinn des Wortes nicht

1) Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 809.

als in zwei Prozesse zerlegt ansehen, wenn in sauerstofffreiem Raume zunächst jener Körper entsteht und dann mit Zutritt von Sauerstoff weiter verarbeitet wird. Die Gährungsvorgänge, in denen bei ausgiebiger Sauerstoffathmung Alkohol reichlichst gebildet wird, lassen sich, wie aus dem vorigen Paragraph hervorgeht, nicht unmittelbar zum Vergleich der eingeschränkteren intramolekularen Athmungsthätigkeit anderer Pflanzen herbeiziehen. Uebrigens nimmt auch in dieser mit dem lebenskräftigen Zustand die Bildung von Kohlensäure und voraussichtlich auch des Alkohols ab und erreicht deshalb nach vorausgegangener Sauerstoffathmung die höchsten Werthe.

Dass Kohlensäure liefernde intramolekulare Zerspaltungen die Ursache der Athmung sind, und der Sauerstoffkonsum eben durch die Thätigkeit der Zelle regulirt wird, wurde zuerst von Pflüger[1]) mit aller Schärfe betont. Meinerseits[2]) wurde dann dargethan, wie die intramolekulare Athmung in Pflanzen die Ursache der Sauerstoffathmung ist, und nach dieser allgemeinen genetischen Verknüpfung werden nun die Beziehungen im Näheren zu ermitteln sein, hinsichtlich derer derzeit nur Hypothesen aufzustellen sind. Die ursächlichen Beziehungen im obigen Sinne bleiben auch davon unberührt, dass, wie es ja unvermeidlich ist, mit dem Fehlen des Sauerstoffs anderweitige und, gegenüber den normalen Zuständen, pathologische Prozesse sich einstellen, und vielleicht sogar allmählich diejenigen molekularen Zertrümmerungen modificirt werden, welche die erste Ursache für die Athmungsvorgänge abgeben. Nägeli's[3]) Annahme, nach welcher die Alkoholbildung, abgesehen von Gährungsorganismen, überhaupt nur ein abnormer Prozess sei, berührt somit die geltend gemachten Beziehungen nicht. Uebrigens geht die Kohlensäurebildung ununterbrochen fort, wenn plötzlich Sauerstoff abgeschlossen wird, und in relativ sauerstoffarmer Luft habe ich sogar merkliches Wachsen an Keimpflanzen beobachtet, während die gasometrischen Verhältnisse intramolekulare Athmung neben Sauerstoffathmung anzeigten.

Die Annahme, es stamme alle in der Athmung gebildete Kohlensäure aus Zerspaltungen, in welche direkt der Sauerstoff nicht eingreift, wurde von Rochleder[4]) gemacht und von Wortmann[5]) vertreten. Dieser stützt sich allein auf die Aequivalenz der mit und ohne Sauerstoff gebildeten Kohlensäurevolumina, welche, wie oben bemerkt, nicht zu einer solchen Schlussfolgerung zwingt. Nach Wortmann müssen übrigens mit Abschluss von Sauerstoff eine grössere Menge plastischer Stoffe in den Athmungsprozess gerissen werden, da nunmehr ja Alkohol sich ansammelt, der sonst im Augenblick der Entstehung durch Vereinigung mit Sauerstoff zu Material regenerirt wird, welches zur Abspaltung von Kohlensäure geeignet ist. Folgen aber solche Oxydation des Alkohols und Abspaltung von Kohlensäure unmittelbar aufeinander, so ist diese Annahme nicht mehr so wesentlich verschieden von der von mir als Hypothese ausgesprochenen Ansicht, dass der Sauerstoff in den intramolekularen Athmungsprozess hineingerissen und hier zur Verbrennung des Alkohols verwandt werde. Ob eine dieser Hypothesen der Wahrheit entspricht, lasse ich dahin gestellt. Jedenfalls reicht aber die Wortmann'sche Annahme nicht ohne weiteres für alle Fälle aus, denn wenn im sauerstofffreien Raume bei Verarbeitung von Mannit Wasserstoff entsteht, muss, um dessen Auftreten zu verhindern, der Sauerstoff entweder während der Ueberführung des Mannits in die zu zerspaltende Verbindung oder während der Abspaltung von Kohlensäure eingreifen. Wir stehen hier noch vor dunklen Vorgängen, sowie es ja auch unbekannt ist, durch welche besonderen Wirkungen und Wechselwirkungen im Protoplasma die Kohlensäureabspaltung zu Wege kommt, und in welchen Akten des Athmungsprozesses Wasser entsteht. Dieses würde nach Wortmann's Hypothese bei der Regeneration des Alkohols gebildet werden, und die Wasserbildung müsste mit Ausschluss des Sauerstoffs wegfallen. Entscheidende Argumente hinsichtlich dieser Frage liegen nicht vor. — Aus der

1) Archiv f. Physiolog. 1875, Bd. 11, p. 251.
2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 805.
3) Theorie d. Gährung 1879, p. 117.
4) Chemie u. Physiol. d. Pflanzen 1858, p. 114 u. 151.
5) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. II, p. 516.

Erfahrung, dass mit intramolekularer Athmung nur eine minimale Erwärmung, mit der Sauerstoffathmung aber eine relativ ansehnliche Wärmebildung verknüpft ist, lässt sich nur auf ein allerdings erhebliches Freiwerden von Wärme durch Bindung des Sauerstoffs schliessen.

Partiäre Pressung des Sauerstoffs. Da Pflanzen abgesperrter Luft allen Sauerstoff entreissen[1]), so hört erst mit dem Mangel dieses die normale Athmung gänzlich auf; um aber daneben intramolekulare Athmung nicht zur Geltung kommen zu lassen, muss eine zur genügenden Versorgung ausreichende partiäre Pressung des Sauerstoffs geboten sein. Diese noch nicht näher ermittelte untere Grenze ist noch nicht erreicht, wenn der Sauerstoffgehalt der Luft auf 17—18 Volumprocent sinkt[2]). Zwischen dieser unteren Grenze und der partiären Pressung des reinen Sauerstoffgases hat der Sauerstoffgehalt des umgebenden Gasgemenges jedenfalls nur geringen Einfluss auf die Ausgiebigkeit der Athmung. Rischavi[3]) fand keinen Unterschied in der gebildeten Kohlensäure, als er Keimpflanzen von Vicia faba abwechselnd 1 Stunde in gewöhnlicher Luft und in Sauerstoff hielt, und zwar wurde dasselbe Resultat in allen vergleichenden Versuchen erhalten, welche zwischen 2—35° C. zur Ausführung kamen. Indess mag in anderen Fällen eine gegenüber der Luft gesteigerte Pressung des Sauerstoffs eine gewisse Steigerung der Athmung erzielen, da u. a. de Vrolik und de Vriese[4]) am Spadix von Colocasia odora eine Steigerung um 2° C. und mehr fanden, wenn die Luft durch Sauerstoff ersetzt wurde. Auch soll nach Versuchen Saussure's[5]) und Grischow's[6]) in reinem Sauerstoff die Athmung gesteigert werden. Mit fortgesetztem Aufenthalt in reinem Sauerstoff dürfte übrigens die Athmung sicher geringer ausfallen, da viele Keimpflanzen sich in jenem langsamer und unvollkommener entwickeln, als in gewöhnlicher Luft, wie es C. W. Scheele[7]) für Erbse, Huber und Senebier[8]) für Lattich und Böhm[9]) für verschiedene Pflanzen fand.

Eine gesteigerte partiäre Pressung des Sauerstoffs hemmt indess gewiss die Athmung, da, wie aus den Versuchen von Bert[10]) bekannt ist, mit genügender Dichte des Sauerstoffs das Wachsthum aufgehoben und sogar der Tod höherer Pflanzen und Thiere, sowie der niedersten Organismen herbeigeführt wird. Mimosa pudica ging schnell zu Grunde, als Luf auf 6 Atmosphären comprimirt wurde. Entsprach der partiäre Druck des Sauerstoffs einer auf 20—23 Atmosphären zusammengedrückten Luft, so entwickelte sich Mycoderma aceti gar nicht, und die Entwicklung von Fäulnissbakterien war ansehnlich verlangsamt. Auch diese letzteren kamen nicht mehr fort und gingen mit der Ausdehnung des Versuchs sogar zu Grunde, als die Sauerstofftension einer Compression der Luft auf 44 Atmosphären entsprach. Der viel geringere Consum von Sauerstoff in hoch comprimirter Luft wurde von Bert für Schimmelpilze constatirt, ebenso für Keimpflanzen verschiedener Samen[11]). Diese entwickelten sich in den Versuchen in comprimirter Luft weit langsamer, und die verringerte Produktion von Kohlensäure ist so freilich nicht der reine Ausdruck für die Verlangsamung

---

1) Dieses ist schon von älteren Forschern mehrfach beobachtet. Aus jüngerer Zeit erwähne ich Wolkoff u. A. Mayer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 501; Godlewski, Botan. Jahresb. 1875, p. 883.

2) Wolkoff u. A. Mayer, l. c., p. 501. Nach Saussure (Mémoir. d. l. soc. d. physique de Génève 1833, Bd. 6, p. 552) scheint der Sauerstoffgehalt der Luft bis zur Hälfte sinken zu dürfen.

3) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 335.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1839, II sér., Bd. 11, p. 77. Vgl. Kap. Wärmebildung.

5) Rech. chimiqu. 1804, p. 11. u. Mém. d. Génève 1833, p. 561. Aehnliches schon bei Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen 1788, Bd. 2, p. 52.

6) Unters. über die Athmung 1819, p. 10.

7) Chem. Abhandlg. v. d. Luft u. d. Feuer, übers. von Bergmann 1777, p. 125.

8) Mémoir. s. l'influence d. l'air dans l. germination 1801, p. 20.

9) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 10. Juli 1873, Bd. 68, Separatabz.

10) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 531; Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 7, p. 146, u. La pression barométrique 1878, p. 856.

11) Compt. rend. 1873, Bd. 76, p. 1493. Derartige Versuche auch bei Böhm, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 18. Juli 1873, Bd. 68, Separatabz. — Bedeutungslose Versuche bei Döbereiner, Gilbert's Annal. 1822, Bd. 12, p. 212.

der Athmung, welche Pflanzen sogleich nach dem Einbringen in comprimirte Luft erfahren haben würden. Es sei gleich hier erwähnt, dass Samen normal keimten, wenn Luft auf 2—3 Atmosphären comprimirt war, bei 5 Atmosphären war die Keimung verlangsamt, bei 8 Atmosphären kamen nur Wurzeln zum Vorschein und bei 10 Atmosphären machte sich an Kressensamen keine, an Gerstensamen nur eine Spur von Keimung bemerklich.

Diese Erfolge sind aber, wie Bert zeigte, nicht von der Höhe des Luftdruckes, sondern allein von der partiären Pressung des Sauerstoffs abhängig. Es wird deshalb schon bei entsprechend geringerer Compression der gleiche Effekt erzielt, wenn ein sauerstoffreicheres Gasgemenge genommen wird, während es höherer Zusammendrückung mit Verringerung des Sauerstoffgehaltes der Luft bedarf. Uebrigens verhalten sich in dieser Hinsicht die Organismen wie oxydable Körper, da Phosphor in reinem Sauerstoff bei gewöhnlicher Temperatur unverändert bleibt[1]) und nach Cailletet[2]) die Intensität des Verbrennens mit steigender Compression der Luft zunächst zunimmt, weiterhin aber verlangsamt wird. Bemerkenswerth ist, dass auch Gährungsorganismen in gleicher Weise wie die des Sauerstoffs bedürftigen niederen Pflanzen afficirt werden.

Ozon u. s. w. Die in der thätigen Pflanze entwickelten Affinitäten sind vollkommen ausreichend, um das Molekül des neutralen Sauerstoffs zu zerspalten, und so bedarf es der Mitwirkung eines aktiven Sauerstoffs nicht, um die normale Athmung zu unterhalten. Wie Ozon auf lebendige Pflanzenzellen wirkt, ist noch unbekannt[3]), und auch das Vorkommen jenes innerhalb des Organismus immer noch problematisch[4]). Ebenso ist es sehr fraglich, ob, wie es einige Autoren behaupten, Wasserstoffsuperoxyd jemals in Pflanzen vorkommt[5]). Der Umstand, dass in der lebendigen Zelle Kampheröl, Chromogene u. s. w. unverändert bleiben, welche an der Luft unter Sauerstoffaufnahme oxydirt werden, macht die Existenz von aktivem Sauerstoff im lebenden Organismus sehr unwahrscheinlich. Weit eher könnte man nach dem Verhalten jener Körper schliessen, dass die in dem thätigen Protoplasma entwickelten Sauerstoffaffinitäten jene Körper vor der oxydirenden Wirkung des Sauerstoffs schützen. Gegen das Vorkommen des Wasserstoffsuperoxydes in Pflanzenzellen aber spricht die leichte Zerlegung, welche dasselbe, wenigstens durch Hefezellen, nach Schlossberger und Liebig erfährt.

Ob die im Leben entwickelten Affinitäten zum Sauerstoff im Stande sind, diesen Körper dem Stickoxydulgas zu entreissen, muss dahin gestellt bleiben. Allerdings liegen positive Angaben von Kabsch[6]), Borscow[7]) und Rischavi[8]) vor, indess beobachtete Cossa[9]) an Samen keine Spur von Keimung im Stickoxydulgas, und die Versuche jener genannten Forscher scheinen nicht mit einer jede Täuschung ausschliessenden Sorgfalt angestellt zu sein.

Die Beeinflussung der Athmung durch äussere Verhältnisse.

§ 73. Temperatur. Eine merkliche Sauerstoffathmung findet noch statt in niederer Temperatur, in welcher das Wachsthum der Pflanzen stille steht. In Versuchen A. Mayer's[10]) wurden u. a. von 4 etiolirten Weizenkeimlingen,

1) Boussingault, Agron., chim. agric. etc. 1868, Bd. 4, p. 302.

2) Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 487. Vgl. Naumann, Allgem. u. physik. Chem. 1877, p. 251.

3) Vgl. Liebreich, Chem. Centralblatt 1880, p. 589. Dumas (Annal. d. chim. et d. phys. 1875, V sér., Bd. 3, p. 92) findet keine Beeinflussung der Alkoholgährung durch Ozon.

4) Lit.: Schönbein, Journal f. prakt. Chem. 1868, Bd. 105, p. 198; Scoutetten, Compt. rend. 1856, Bd. 46, p. 941; Kosmann, Annal. d. scienc. naturell. 1862, IV sér., Bd. 18, p. 111; Poey, Compt. rend. 1863, Bd. 57, p. 348; Jamieson. Chem. Centralblatt 1879, p. 319.

5) Lit.: Clermont, Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 1591; Mercadante, Ber. d. chem. Gesellsch. 1876, Bd. 9, p. 53; Belluci, ebenda p. 83 u. 1879, Bd. 12, p. 136.

6) Bot. Ztg. 1862, p. 345 u. 358.

7) Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1867, Bd. 12, p. 303.

8) Botan. Jahresber. 1877, p. 722.

9) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 60.

10) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 342.

deren Plumula durchschnittlich 44 mm maass, bei 0,1 — 0,3° C. immerhin noch 0,02 ccm Sauerstoff pr. Stunde consumirt. Für Keimpflanzen wurde ferner von Rischavi [1]) und Pedersen [2]), für Nadeln von Pinus pinaster von Dehérain und Moissan [3]), für Baumknospen von Askenasy [4]) Athmungsthätigkeit bei 0° oder bei wenig höherer Temperatur constatirt.

Die Zunahme der Sauerstoffathmung mit steigender Temperatur ist zwar schon seit Saussure, Garreau u. A. bekannt, indess wurde erst in neuerer Zeit durch Wolkoff und A. Mayer [5]), Rischavi [6]), Schützenberger und Quinquaud [7]), Pedersen (l. c.) der Verlauf der Curve näher bestimmt. Nach sämmtlichen Forschern [8]) nimmt die Athmung mit der Temperatur dauernd zu, und eine Abnahme wurde auch dann nicht gefunden, wenn die Versuche bis nahe an die Tödtungstemperatur ausgedehnt wurden. Sollte nun auch thatsächlich, was nicht unwahrscheinlich ist, vor Vernichtung des Lebens die Kohlensäureproduktion etwas nachlassen, so hat doch jedenfalls die Athmungscurve einen durchaus anderen Verlauf, als die Wachsthumscurve, welche ein Maximum weit unterhalb der von der Pflanze ertragenen höchsten Temperatur erreicht und sich gegen diese hin bis zur Abscissenachse senkt. Dieser kehrt nach den Versuchen Pedersen's mit Gerstenkeimlingen die Curve ihre Convexität zu, indem die Athmung schneller als die Temperatur zunimmt. Uebrigens scheint diese Steigerung der Athmung nach den Versuchen A. Mayer's und Rischavi's abzunehmen für die der Tödtungstemperatur sich nähernden Wärmegrade. Bei manchen Pflanzen zeigt aber die Athmungscurve keine grosse Abweichung von der geraden Linie, so in den von Rischavi mit Keimpflanzen von Vicia faba angestellten Versuchen. Um die bedeutende Zunahme der Athmung mit der Temperatur zu illustriren, seien folgende von Rischavi (l. c. p. 721) für Weizenkeimlinge erhaltenen Werthe angeführt. Diese bildeten pr. Stunde an Kohlensäure bei 5° C. = 3,30 mgr, bei 10° C. = 5,28 mgr, bei 25° C. = 17,82 mgr, bei 35° C. = 28,38 mgr, bei 40° C. = 37,60 mgr. — Ob die Temperaturschwankungen als solche einen Einfluss auf die Athmung haben, blieb in den bezüglichen Versuchen von Mayer und Wolkoff (l. c. p. 510) unentschieden.

Eine Zunahme der intramolekularen Athmung mit der Temperatur ist wohl aus Beobachtungen von Lechartier und Bellamy [9]), sowie von Moissan [10]) zu entnehmen, indess ist der nähere Verlauf der Curve noch nicht festgestellt. Diese muss übrigens nicht mit der Curve für die Gährungsvorgänge übereinstimmen, welche durchgehends ein ausgesprochenes Optimum zu bieten scheint. Nach Nägeli [11]) werden mit steigender Temperatur zunächst Gährung, dann erst Wachs-

---

1) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 338.

2) Résumé d. compt. rend. d. travaux du laborat. d. Carlsberg 1878, p. 26.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 329.

4) Mitgetheilt von Mayer, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 277.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 481, u. A. Mayer, Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 340.

6) L. c. u. Botan. Jahresb. 1877, p. 721.

7) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 273.

8) Versuche finden sich auch bei Dehérain u. Moissan, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 327, u. Borodin, Sur l. respir. d. plantes 1875, p. 10.

9) Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 358.

10) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 7, p. 311, 333.

11) Die niederen Pilze 1877, p. 30.

[illegible]n und Vermehrung der Gährungsorganismen sistirt. Das Optimum für Spross[illegible]ährung liegt vielleicht zwischen 25—30° C.[1], die Milchsäuregährung scheint [illegible]40° ein Optimum zu haben[2], welches zwischen 20—30° für Essigsäure[illegible]ildung durch Spaltpilze zu liegen kommt[3]. Dabei soll übrigens nach Schützen[illegible]er und Quinquaud[4] die Sauerstoffaufnahme durch Hefe bis 45° C. gesteigert werden. Ein näheres Studium dieser Verhältnisse kann vielleicht die Beziehung zwischen Gährung und Athmung beleuchten helfen, ebenso wird zu beachten sein, dass mit der Temperatur die Relation zwischen Kohlensäure und Sauerstoff sich ändern soll (§ 69). Die relativen Mengen dieser Gase müssen auch in beleuchteten chlorophyllführenden Pflanzen mit der Temperatur schwanken, da ja die von dieser abhängigen Curven für Assimilation und Athmung verschiedenen Verlauf haben[5].

Licht. Empirische Erfahrungen haben für chlorophyllfreie Pflanzentheile einen direkten merklichen Einfluss des Lichtes auf die Athmung nicht sicher ergeben[6]. Nach Experimenten mit etiolirten Keimlingen verschiedener Pflanzen lassen v. Wolkoff und A. Mayer[7] dahin gestellt, ob der Sauerstoffconsum, wie es zuweilen schien, am Licht ein wenig gesteigert war. Nach Versuchen mit Blüthen, welche Cahours[8] ausführte, schien bei Beleuchtung sich ein wenig mehr Kohlensäure zu bilden, und vielleicht traf solches auch in Drude's[9] Experimenten mit Monotropa zu[10]. Die spärlichen Untersuchungen gestatten eine allgemeine Entscheidung in unserer Frage um so weniger, als specifisch ungleiche Beeinflussung sehr möglich ist, und da thatsächlich viele organische Säuren bei Gegenwart reducirbarer Stoffe am Licht energisch Kohlensäure bilden (§ 39), mag eine Mehrproduktion dieses Gases vielleicht gelegentlich auf diese Weise erreicht werden. Auf solche Möglichkeit ist bereits früher hingewiesen, als die noch nicht aufgeklärte Eigenschaft von Bryophyllum besprochen wurde, nach Aufenthalt im Dunklen eine ziemlich reichliche Menge von Sauerstoff ohne Kohlensäurezufuhr zu bilden (§ 39).

Indirekt muss natürlich Lichtentziehung die Athmung allmählich herabdrücken, wenn die Lebensthätigkeit im Dunklen geschwächt wird oder Mangel an Nährstoffen eintritt. Letzteres hält Borodin[11] für die Ursache, dass Zweige im Dunklen nach einiger Zeit weniger Kohlensäure ausgeben. Vielleicht ver-

---

1) Mayer, Gährungschemie 1876, II. Aufl., p. 133.

2) Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 176.

3) Knieriem u. Mayer, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 311.

4) L. c. Zugleich wird angegeben, dass die Hefe bei 10° C. fast keinen Sauerstoff mehr aufnehme.

5) Vgl. § 66. Ferner Garreau, Ann. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 15; Böhm, Respiration v. Landpflanzen, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1873, Bd. 67, Abth. I, p. 14 d. Separatabz.

6) Ueber Einfluss d. Lichtes auf Athmung d. Thiere vgl. Platen, Pflüger's Archiv 1875, Bd. 11, p. 272; Moleschott u. Fubini, Naturforscher 1880, p. 112; Schenk, Chem. Centralblatt 1880, p. 235.

7) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 316.

8) Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 1206.

9) Die Biologie v. Monotropa 1873, p. 57.

10) Nach Dumas, Annal. d. chim. et d. phys. 1873, V sér., Bd. 3, p. 105 wird Alkoholgährung im Dunklen verlangsamt.

11) Botan. Jahresb. 1876, p. 920.

anlassten auch nur indirekte Wirkungen die von Saikewicz[1]) beobachtete tägliche Periodicität in der Athmung von Wurzeln, welche in Verband mit dem beblätterten Stengel geblieben waren.

Die Gleichzeitigkeit von Athmung und Assimilation in beleuchteten grünen Pflanzen ist schon (§ 68) besprochen worden, ebenso Pringsheim's Annahme, dass auch in chlorophyllfreien Pflanzen beide Prozesse thätig seien, und der Chlorophyllgehalt dazu diene, die Steigerung der Athmung durch Beleuchtung zu mässigen (§ 42).

Einfluss der Produkte. Da die Kohlensäure in grösserer Menge die Thätigkeit des Organismus benachtheiligt[2]), so wird mit der Anhäufung jenes Produktes auch die Athmung verlangsamt[3]). Uebrigens erlischt in reiner Kohlensäure die intramolekulare Athmung nicht, und ein erheblicher Druck kann in geschlossenen Gefässen durch Entbindung von Kohlensäure entstehen. So beobachteten Lechartier und Bellamy[4]) einen Druck von etwas mehr als 2 Atmosphären, als sie Früchte in ein Glas eingeschlossen hatten, mit höherem Kohlensäuredruck soll aber nach de Luca[5]) die intramolekulare Athmung stille stehen. Um die Alkoholgährung zu sistiren, muss nach Melsens[6]) die Tension der Kohlensäure auf 25 Atmosphären steigen. Voraussichtlich wirken in solchen Versuchen die giftige Eigenschaft der Kohlensäure und die Hemmungen zusammen, welche ein gesteigerter Partialdruck auf die fernere Entbindung jenes Gases ausübt.

Durch Anhäufung der entstehenden Produkte wird im Allgemeinen die Thätigkeit der Gährungsorganismen allmählich gehemmt und endlich ganz sistirt. Ohne weiter auf die Umstände einzugehen, welche früher oder später eine Grenze der Gährung herbeiführen, sollen hier nur einige Beispiele erwähnt werden. Die gährungstüchtigsten Sprosspilze zerlegen keinen Zucker mehr, wenn der Alkoholgehalt der Flüssigkeit auf 14 Gew.-Proc. gestiegen ist, und schon bei 12 Proc. hört das Wachsthum der Hefezellen auf. Beide Funktionen werden in minder gährtüchtigen Pilzen schon früher gehemmt. So ist die Gährungsgrenze für Mucor racemosus mit 2,5—5 Gew.-Proc., für Mucor stolonifer mit 1,3 Gew.-Proc. Alkohol erreicht[7]). Ebenso ist bekannt, dass mit Anhäufung von Buttersäure, Milchsäure u. s. w. die bezüglichen Spaltpilzgährungen aufhören, mit Neutralisation der Säure aber wieder beginnen. Auf relativer Benachtheiligung, resp. Begünstigung beruht es auch, dass in saurer Zuckerlösung Sprosspilze, in neutraler oder alkalischer Lösung Spaltpilze die Oberhand gewinnen[8]).

---

1) Botan. Jahresb. 1877, p. 723.
2) Vgl. z. B. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 25 u. 203.
3) Beisp. bei Dehérain u. Moissan, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 387.
4) Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1203.
5) Ebenda 1876, Bd. 83, p. 512. 6) Ebenda 1870, Bd. 70, p. 632.
7) Die bezüglichen Angaben finden sich: Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 305; Pasteur, Etude s. l. bière 1876, p. 133; Fitz, Ber. d. chem. Ges. 1873, p. 48, u. 1876, p. 1354.
8) Pasteur, Annal. d. chim. et d. phys. 1858, III sér., Bd. 52, p. 415; Nägeli, Die niederen Pilze 1877. p. 31.

Die Bedeutung der Athmung.

§ 74. Mit dem Mangel des Sauerstoffs stehen Wachsthum und Bewegungen zugleich stille, da eben durch die Athmung ein Theil der für das Fortkommen der Pflanze unerlässlichen Betriebskraft gewonnen wird. Gleiches gilt auch für die Spross- und Spaltpilze, so lange diesen nicht vergährbare Stoffe als Nahrung geboten sind. Bei genügender, ausgiebiger Gährung können aber diese Organismen bis zu einem gewissen Grade wachsen, z. Th. sogar, wie es scheint, sich unbegrenzt vermehren, wenn keine Spur von freiem Sauerstoff Zutritt findet, und wenn ausserdem nicht ein zu fernerem Gedeihen unbrauchbares Medium durch Anhäufung von Gährprodukten geschaffen wird. An Stelle der Sauerstoffathmung wird dann durch Zertrümmerung von Zucker oder anderen Stoffen die bezügliche Betriebskraft gewonnen, und um diese in gleichem Maasse wie bei Sauerstoffathmung zu erzeugen, muss natürlich eine weit grössere Stoffmenge durch Gährung zerspalten werden, da ja in jedem Falle bei vollkommener Verbrennung in Kohlensäure und Wasser mehr Wärme (aktuelle Energie) disponibel wird, als etwa bei Zerspaltung des Zuckers in Kohlensäure und Alkohol oder einen anderen weiter oxydablen Körper. In der That bedarf es auch stets einer verhältnissmässig ansehnlichen Vergährung von Material, um ohne Sauerstoff Gährungsorganismen die zum Fortkommen nöthigen Bedingungen zu gewähren.

Sprechen wir die Gährung als erweiterte intramolekulare Athmung an, so bleibt die alte Erfahrung bestehen, dass ohne Athmung kein Leben möglich ist. Denn der Abschluss des Sauerstoffs resp. von Gährmaterial führt endlich unvermeidlich den Tod herbei, obgleich manche Pflanzen unter solchen unzureichenden Bedingungen lange Zeit aushalten und mit Zufuhr von Sauerstoff wieder ihre volle Thätigkeit aufnehmen.

Von den in der Pflanze zur Verwendung kommenden Arbeitskräften wird durch die Athmung nur ein Theil [illegible] Maasse voraussichtlich [illegible] eingreifen muss, um [illegible] mit der Athmung stehen ja Wachsen und Bewegungen still. [illegible] dass die Athmung alle für das Wachsen nöthige Arbeitskraft [illegible] ihren Dienst [illegible] zum Betriebe nothwendigen [illegible] in der That [illegible] sowie [illegible] Entziehung des Sauerstoffs das Wachsthum [illegible]

Die [illegible] Athmung gibt uns Kenntniss [illegible] der Pflanze [illegible] osmotischen Eigenschaften [illegible] Mangel an Sauerstoff [illegible] und welche Pflanzen [illegible] sind aber [illegible] Verschiedenheiten [illegible] bewahrt [illegible]

[illegible]

diosmotisch maassgebende Plasmamembran zu bilden [1]. Auch die Wirkung einmal producirter Fermente ist nicht gehemmt, und kritische Studien werden sicher noch verschiedene Einzelfunktionen kennen lehren, die nach Entziehung des Sauerstoffs noch gewisse Zeit fortdauern. Unter dieser Bedingung zuckt ja auch noch der ausgeschnittene Muskel eines Thieres, und wesentliche Funktionen sah Pflüger [2] an einem Frosche während $11^1/_2$ Stunden anhalten, als dieser bei niedriger Temperatur in einem sauerstofffreien Raum gehalten wurde. Oefters mögen auch vom Sauerstoff unabhängige Funktionen erlahmen, weil sie von anderen beeinflussten Thätigkeiten abhängig sind, und dieserhalb kann wohl weitgehende Arbeitstheilung nützlich werden, um die Bedeutung des Sauerstoffs für einzelne Vorgänge zu ermitteln.

In der gewöhnlichen intramolekularen Athmung wird nur geringe Arbeitskraft disponibel, da durch jene nur eine minimale Erwärmung nachzuweisen ist, auch wenn diese bei Sauerstoffzutritt sehr ansehnlich ausfällt [3]. Ohne den Prozess der intramolekularen Athmung näher aufzuhellen, folgt doch aus Obigem, dass mit gleicher Kohlensäureproduktion in der Sauerstoffathmung mehr aktuelle Energie für anderweitige Leistungen gewonnen wird.

Fragen wir nun, ob die geringere, durch intramolekulare Athmung gewonnene Arbeitskraft gewisse Leistungen unterhält, so vermögen wir eine befriedigende Antwort nicht zu geben und auch nicht zu entscheiden, ob die intramolekulare Athmung den lebendigen Zustand zu erhalten hilft, wenn der Sauerstoff abgeschlossen ist. Solches ist wohl möglich, gewiss ist aber nur, dass die Pflanze durch Sauerstoff nicht zum Leben zurückgerufen werden kann, wenn im sauerstofffreien Raume die intramolekulare Athmung erlosch, vorausgesetzt, dass dieses nicht durch den Mangel der anderweitigen allgemeinen Lebensbedingungen erzielt wurde. So lange durch intramolekulare Athmung Kohlensäure reichlich gebildet wird, kehrt die Pflanze an der Luft sogleich oder allmählich zu voller Thätigkeit zurück [4], indess scheint dieses nach Beobachtungen von Lechartier und Bellamy [5] nicht immer zuzutreffen, wenn bei fortgesetztem Sauerstoffabschluss die Kohlensäurebildung schon auf ein sehr geringes Maass gesunken war. Wenigstens die Nützlichkeit einer beschränkten Thätigkeit zeigt das Verhalten der in Wasserstoff oder Stickstoff gebrachten grünen Pflanzen. Diese erhalten sich nämlich länger am Leben, wenn die producirte Kohlensäure nicht absorbirt wird, und so ihre Zersetzung am Tageslicht zugleich eine gewisse Athmungsthätigkeit erzielt [6]. Uebrigens werden in der Sauerstoffathmung, sobald die Kohlensäure abgeführt wird, keine Produkte geschaffen, deren Anhäufung die Thätigkeit des Organismus hemmt.

---

1) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 133. Kühne (Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 106) beobachtete Gestaltänderungen durch Induktionsschläge an dem durch Kohlensäure bewegungslos gemachten Protoplasma der Staubfadenhaare von Tradescantia.

2) Archiv f. Physiolog. 1875, Bd. 10, p. 324.

3) Nach den von Dr. Erikson im Tübinger Institut ausgeführten Versuchen.

4) Dieses ist nach Aufenthalt in sauerstofffreiem Raume von Ingenhousz, Saussure u. A. vielfach beobachtet.

5) Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 1008.

6) Vgl. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, Kap. III u. VI.

Die Unfähigkeit von Samen, mit Abschluss der Luft zu keimen, war schon Malpighi bekannt und hat Bestätigung durch zahlreiche spätere Untersuchungen gefunden, welche auch lehrten, dass überhaupt alles Wachsen aufhört, wenn ein luftleerer Raum hergestellt oder der Sauerstoff durch ein indifferentes Gas verdrängt wird[1]. Auch Saussure (Rech. chim.) hat mit gleichem Resultate derartige Versuche mit verschiedenen Pflanzen und Pflanzentheilen angestellt, und wenn im evacuirten Raume einigemal von diesem Forscher eine Spur von Keimung gefunden wurde, so war dieses gewiss eine Folge der nicht völligen Entfernung der Luft. Die Nothwendigkeit des Sauerstoffs für verschiedene Bewegungsvorgänge wurde von Dutrochet[2] festgestellt. Kabsch[3] bestätigte im Allgemeinen diese Beobachtungen, bemerkte indess zuweilen noch schwache Bewegungen, auf welche ich indess kein Gewicht legen möchte, da die Experimente augenscheinlich nicht kritisch genug ausgeführt sind, um vollkommene Abwesenheit von Sauerstoff zu garantiren. Wie mit Entfernung des Sauerstoffs Bewegungen des Protoplasmas der Myxomyceten und in Staubfadenhaaren von Tradescantia stille stehen, wurde von Kühne[4] dargethan. Das Wachsthum wird sogleich mit Entziehung des Sauerstoffs sistirt, denn an horizontal gestellten Keimpflanzen ist unter diesen Umständen keine Spur geotropischer Krümmung wahrzunehmen, und Wortmann[5] konnte auch durch Messung kein Wachsthum entdecken. An Staubfäden von Centaurea Jacea fand ich die Reizbarkeit 1 Minute, nachdem die Luft durch einen starken Kohlensäurestrom verdrängt war, erloschen. Wie durch verlängerte Sauerstoffentziehung der Lebenszustand der Pflanzen benachtheiligt wird, geht daraus hervor, dass längere Zeit bis zur Rückkehr der Reizbarkeit verstreicht[6], und die Fähigkeit, Kohlensäure zu zersetzen, zunächst eine geringere ist[7].

Die zu einer Entwicklung nöthige minimale partiäre Pressung des Sauerstoffs ist spezifisch verschieden. P. Bert[8] fand keine Keimung von Samen, als der Luftdruck auf 4 cm erniedrigt war, während Gerste bei 6 cm, Kresse bei 12 cm langsame Keimung ergaben. Ueber die Luftverdünnung, bei der die Reizbarkeit aufhört, finden sich Angaben in der citirten Arbeit von Kabsch. An Schimmelpilzen, die keine Gährung erregen oder deren Wachsthum durch solche nicht vermittelt werden kann, wie Mucor mucedo, stolonifer, Penicillium crustaceum u. s. w., fand Brefeld[9] kein Wachsthum in Kohlensäure, welche $\frac{1}{300}$ ihres Volumens an Luft enthielt.

Wachsen ohne Sauerstoff. Nach den ausgedehnten Erfahrungen Nägeli's[10] können Spross- und Spaltpilze unbegrenzt ohne Sauerstoff wachsen und sich vermehren, sofern sie Gährung von genügender Intensität bewirken, geeignetes Gährmaterial geboten ist und hemmende Produkte sich nicht anhäufen. Mit einer Pepton und Zucker enthaltenden Lösung, welche überhaupt das geeignetste Medium bietet, vermehren sich auch Sprosspilze ungeschwächt, während ihr Wachsthum bald gehemmt wird, wenn zuckerhaltige Lösungen mit Ammoniaksalzen geboten werden. Die Spaltpilze verhalten sich ähnlich, kommen übrigens immerhin ansehnlich fort, wenn an Stelle der Peptone resp. Eiweissstoffe Asparagin, Harnstoff oder Ammoniaksalze getreten sind, und ebenso wird ihre Vermehrung verlangsamt, wenn nur Peptone oder mit diesen Glycerin oder Mannit das zu vergährende Material sind. Stehen allein Asparagin, Harnstoff oder Ammoniaksalze organischer Säuren zur Verfügung, so vermehren sich Spaltpilze nur bei Zutritt von Sauerstoff, und demgemäss ist die Menge des in einer Verbindung enthaltenen Sauerstoffs keineswegs maassgebend, da ja

---

1) Vgl. Senebier, Physiol. végétal. 1800. Bd. 3, p. 384.

2) Mémoires 1837, p. 186, 259.

3) Bot. Ztg. 1862. p. 341.

4) Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 88, 104.

5) Arbeit. d. Würzburger Instituts 1880, Bd. 2, p. 509.

6) Kabsch, l. c.

7) Boussingault, Agronom., Chimie agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 335.

8) Compt. rend. 1873, Bd. 76, p. 1493, u. La pression barométrique 1878, p. 845. — Zu ähnlichem Resultat führten die Versuche von Huber u. Senebier, Mém. s. l. germination 1801, p. 69. — Ueber den Sauerstoffgehalt in Meerestiefen vgl. Buchanan, Bericht d. chem. Gesellsch. 1877, Bd. 10, p. 1605.

9) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 24. — Die Nothwendigkeit von Sauerstoff für Entwicklung von Schimmelpilzen wurde schon von Spallanzani beobachtet. Opuscules d. physique. übers. von Senebier 1777, Bd. 2, p. 403.

10) Theorie der Gährung 1879, p. 70.

die vergährbaren organischen Säuren weit sauerstoffreicher sind, als Zucker, dessen Vergährung die zum Wachsen ohne Sauerstoff nothwendige Betriebskraft in vorzüglicher Weise liefert. Der Gewinn solcher Betriebskraft bei Ausschluss des Sauerstoffs hängt aber in jedem Falle von Gährungszerspaltungen ab und, falls Gährmaterial fehlt, steht deshalb, wie in höheren Pflanzen, mit Abschluss des Sauerstoffs das Wachsthum stille, wenn auch die gebotenen Stoffe mit Luftzutritt eine gute Nahrung abgeben. Demgemäss können die Sprosspilze überhaupt nur mit den vergährungsfähigen Zuckerarten im sauerstofffreien Raume wachsen und, um fortzukommen, bedürfen sie u. a., wie schon Pasteur[1]) zeigte, des Luftzutrittes, wenn der nicht vergährbare Milchzucker als Nahrung geboten wird. Die Gährthätigkeit einer Zelle befördert übrigens, wie Nägeli darthat, bei Zutritt der Luft das Wachsthum, offenbar weil Betriebskraft reichlicher zur Verfügung steht, wenn solche gleichzeitig aus zwei Quellen, durch Sauerstoffathmung und durch Gährung, gewonnen wird. Wie umgekehrt Sauerstoffzufuhr die Gährthätigkeit begünstigt, ist schon früher mitgetheilt worden.

Geht den Organismen Gährthätigkeit ab, oder ist diese zu gering, so ist damit in jedem Falle die Möglichkeit, ohne Sauerstoff zu wachsen, ausgeschlossen. Dem entsprechend wächst der energische Alkoholgährung erzielende Mucor racemosus, ähnlich wie Bierhefe, ohne Sauerstoff, während Brefeld[2]) für den in geringerem Grade gährthätigen Mucor mucedo und stolonifer kein Wachsthum im sauerstofffreien Raume finden konnte. Ob es auch Spaltpilze gibt, welche kein Gährvermögen besitzen und deshalb überhaupt nur mit Sauerstoff wachsen können, lässt Nägeli unentschieden, hält es aber für wahrscheinlich. Dagegen können alle Spaltpilze mit Sauerstoff fortkommen, und man kann mit Pasteur[3]) nicht solche Spaltpilze unterscheiden, welche nur leben und Gährwirkung ausüben, wenn sie freien Sauerstoff finden (Aërobien), und solche, denen für beides Sauerstoffmangel Bedingung ist (Anaërobien). Uebrigens scheinen nach Pasteur[4]) die Spaltpilze der Buttersäuregährung getödtet zu werden, wenn plötzlich der zuvor ausgeschlossene Sauerstoff Zutritt findet. Dieses dürfte aber Folge des schnellen Wechsels sein, welcher den an bestimmte äussere Bedingungen angepassten Spaltpilzen nachtheilig wird, und es ist ja länger bekannt, dass Thiere leiden oder sogar getödtet werden, wenn sie plötzlich aus einer sauerstoffärmeren Luft in gewöhnliche Luft gebracht werden, während sie ganz gut einen allmählichen Uebergang vertragen. Es entspricht ferner Anpassungen an die äusseren Bedingungen, dass die Gährung erregenden Mucor-Arten den Sprosspilzen ähnliche Formen annehmen und bei Sauerstoffabschluss das Protoplasma dieser Gährungsorganismen ein anderes Aussehen erhält[5]).

Nägeli hat bisher im Wesentlichen nur die Resultate ausgedehnter Untersuchungen veröffentlicht, durch welche unsere Kenntnisse über das Fortkommen der Gährungsorganismen wesentlich erweitert wurden. Der Nachweis, dass thatsächlich Spross- und Spaltpilze, während sie Gährung erregen, ohne Sauerstoff wachsen können, wurde zuerst von Pasteur geführt[6]). Für Spaltpilze hat Pasteur sehr ausgedehnte Vermehrung bei Abschluss von Sauerstoff constatirt, ohne zu entscheiden, ob unter solchen Verhältnissen unbegrenztes Wachsen möglich ist. Die verhältnissmässig geringe Vermehrung, welche für Sprosspilze

---

1) Jahresb. d. Chem. 1861, p. 724; Étude s. l. bière p. 257. — Dasselbe bestätigte Fitz (Ber. d. chem. Gesellsch. 1876, Bd. 9, p. 1352) für Mucor racemosus.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 293, 313.

3) Compt. rend. 1863, Bd. 56, p. 1192 Anmerkg. Vgl. Nägeli, l. c., p. 71.

4) Compt. rend. 1861, Bd. 52 p. 340; Étude s. l. bière p. 293. Damit hört auch die Bewegung dieser Spaltpilze auf, und so mögen z. Th. auch Beobachtungen Hoffmann's (Bot. Ztg. 1869, p. 237) ihre Erklärung finden. Ueber Bewegungen von Spaltpilzen ohne Sauerstoff berichten auch Grossmann u. Mayershausen in Archiv f. Physiolog. 1877, Bd. 15, p. 245. — Nach Gunning (Chem. Centralblatt 1878, p. 799) soll überschüssiger Sauerstoff einen Scheintod der Spaltpilze hervorrufen können.

5) Vgl. Brefeld, l. c., p. 298 u. s. w. Ebenda sind einige Beobachtungen mitgetheilt, nach denen auch für Sprosspilze plötzliche Sauerstoffzufuhr unvortheilhaft zu sein scheint.

6) Compt. rend. 1861, Bd. 52, p. 344 u. 1260, u. ebenda in d. Jahrgängen 1863, l. c.; 1872, Bd. 75, p. 784, u. 1875, Bd. 80, p. 452. Étude s. l. bière 1876.

von dem genannten Forscher, sowie von Brefeld[1]) u. A. beobachtet wurde, erklärt sich aus der Anwendung einer für ununterbrochenes Wachsen ungeeigneten Gährungsflüssigkeit. Wird aber thatsächlich endlich ohne freien Sauerstoff eine Hemmung des Wachsens erzielt, so kann selbstverständlich nicht jede beliebige Hefezelle Wachsthum zeigen, wenn sie in sauerstofffreie Gährflüssigkeit gebracht wurde. Derartiges ist auch von verschiedenen Forschern[2]) beobachtet, ebenso, dass nach Luftzutritt die Sprosspilze wieder die Fähigkeit erlangten, einige Zeit ohne Sauerstoff zu wachsen.

Durch Pasteur ist auch der Nachweis geführt, dass es zum Wachsen ohne Sauerstoff der Gährthätigkeit bedarf, und, weil diese fehlt, Sprosspilze in Milchzuckerlösung nur bei Luftzutritt wachsen können. Es ist allerdings eine mangelhafte Zergliederung in Ursache und Wirkung, dass Pasteur zunächst Gährung und Wachsen als zwei immer miteinander verkettete Prozesse ansprach, denn Gährung ohne Wachsen ist so gut wie Sauerstoffathmung ohne Wachsen möglich. Liebig's[3]) Verdienst ist es, die beiden Vorgänge auseinandergehalten zu haben, jedoch verkannte dieser Forscher ganz und gar die von Pasteur ermittelte wichtige Thatsache, dass durch die Gährung Betriebskraft für das Wachsen gewonnen wird. Hierauf hat Pasteur[4]) auch ferner besonderes Gewicht gelegt, und dieser experimentell begründete Schluss wird nicht verrückt, wenn die Anschauungen über den Prozess der Gährung selbst sich verschieben. Pasteur's erste Auffassung, auf welche er später wenig Nachdruck legte, ging dahin, es möchten die Gährungsorganismen den Zerfall von Zucker u. s. w. bewirken, indem sie bei Mangel an freiem Sauerstoff diesen Körper aus dem gebotenen Gährmaterial an sich reissen. Aus § 71 geht hervor, dass diese Ansicht zur Erklärung der Gährung nicht ausreicht.

Ganz mit Unrecht ist vielfach die Beweiskraft der von Pasteur und Anderen angestellten Versuche angezweifelt und versucht, das beobachtete Wachsthum auf nicht beseitigte Spuren von freiem Sauerstoff zu schieben. Gänzlich ist dieser freilich schwer zu entfernen, indess werden geringe Reste, wie auch Pasteur hervorhebt, durch die Gährungsorganismen sehr schnell beseitigt sein, da diese sehr energisch Sauerstoff absorbiren. Dauert aber die Vermehrung der Spaltpilze wochen- und monatelang an, so kann die massenhafte Bildung dieser nicht durch Sauerstoffathmung vermittelt werden, da hierzu sehr grosse Mengen von Sauerstoff nöthig sein würden. Zudem steht ja alles Wachsen stille, wenn nicht vergährbare Materialien geboten werden, und hieraus folgt, dass der Ausschluss und Abschluss des Sauerstoffs ausreichend war, um die von diesem abhängigen Funktionen zu unterdrücken, und dass ferner zum Wachsen Betriebskraft durch Gährung gewonnen werden muss[5]). Die von manchen Forschern erhaltenen negativen Resultate finden wohl wesentlich ihre Erklärung in der Anwendung ungeeigneter Gährflüssigkeit oder ungenügend gährtüchtiger Organismen.

Auf Wiedergabe und Kritik einzelner Untersuchungen[6]) kann hier nicht eingegangen werden und beschränke ich mich darauf, eine an Pasteur anschliessende Versuchsanstellung mitzutheilen, die mit einfachen Mitteln Wachsthum der Gährungsorganismen ohne Sauerstoff darzuthun gestattet. Die Gährflüssigkeit stellte ich mir her, indem ich nicht zu wenig Presshefe mit etwas Pepsin und Salzsäure digerirte, später auskochte und in dem Filtrat 5 Proc. Zucker und ein wenig Hefeasche löste. Bei Operation mit Spaltpilzen ist es gerathen, durch Zugabe von Calciumcarbonat für Abstumpfung der sich während der Gährung bildenden Säure zu sorgen. Mit dieser Flüssigkeit wird der etwa $1/2$—1 Liter fassende Kolben *a* (Fig. 39), sowie die recht tiefe Porzellanschale *b* gefüllt, darauf beide Flüssigkeiten

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 21, u. 1876, Bd. 5, p. 293; A. Mayer, Gährungschemie 1876, Anhang p. 11.

2) Pasteur (l. c.); Brefeld (l. c.); Traube (Ber. d. chem. Gesellsch. 1874, p. 875).

3) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1870, Bd. 153, p. 1. Den gleichen Fehler wie Liebig machte Brefeld, der weiterhin (1876) das Wachsen ohne Sauerstoff anerkannte.

4) Vgl. die seit 1872 erschienenen Arbeiten.

5) Dass Kraft mit der Gährung disponibel wird, geht aus der Erwärmung der Gährflüssigkeit hervor. Vgl. Nägeli, l. c., p. 55, u. Sitzungsb. d. Bair. Akad. 3. Jan. 1880, p. 129.

6) Vgl. z. B. Gunning, Journal f. prakt. Chem. 1878, Bd. 17, p. 266, u. Chem. Centralblatt 1880, p. 9. Nencki, Beiträge z. Biologie d. Spaltpilze 1880, p. 3.

$^1/_2$—1 Stunde lang in starkem Sieden erhalten, das nach Entfernung der Lampe unter *a* in *b* noch fortdauern muss. Sobald der Kolben *a* Wasserdampf nicht mehr enthält, wird Quecksilber in die Schale *b* (bis *h*—*h*) gegossen uud durch dieses die Absperrung des Rohres *c* erhalten [1]. Die Pipette *p* füllt man ganz mit lebhaft gährender Flüssigkeit (ich operirte mit Buttersäure liefernder Gährflüssigkeit) und bringt sie, nachdem der Apparat erkaltet ist, in die in der Figur gekennzeichnete Stellung. Hier lässt man dieselbe während 3—6 Stunden, um die während der Uebertragung aufgenommenen Spuren von Sauerstoff durch die Gährorganismen absorbiren zu lassen, und kann dann leicht durch Drücken an dem Kautschukballon *k* einige Tropfen durch die Mündung des Kolbens in diesen einführen. Mit der Gährung entstehen allmählich soviel Spaltpilze, dass sich ein ansehnlicher Bodensatz in *a* bildet. Verschiedene von Pasteur angewandte Versuchsanstellungen sind in dessen Étude s. l. bière zu finden. Eine vortheilhafte, von Hüfner benutzte Methode ist im Journal f. prakt. Chemie 1876, Bd. 13, p. 475 beschrieben. Traube [2]) benutzte Indigweiss als Mittel, die letzten Spuren von Sauerstoff zu absorbiren und zugleich dessen Fehlen anzuzeigen, eine Methode, die in manchen Fällen mit Vortheil verwendbar sein dürfte. Solche mit grösseren Mengen von Gährungsorganismen angestellten Experimente sind für den Nachweis des Lebens ohne Sauerstoff den Versuchen mit wenigen Organismen in abgeschlossenen Kammern vorzuziehen [3]). Der Werth dieser Beobachtungsmethode besteht aber darin, die allmählichen Veränderungen der Objekte verfolgen zu können.

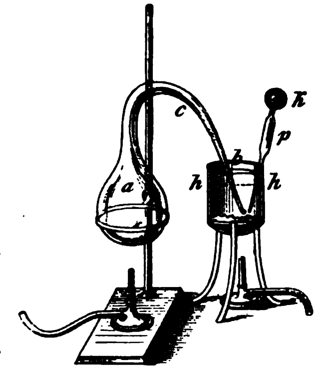


Fig. 39. Die Porzellanschale *b* ist aufgeschnitten dargestellt.

---

1) Bei richtiger Ausführung ist mit dem sehr genauen Reagens von Schützenberger (hydroschweflige Säure + Indigcarmin) höchstens eine Spur Sauerstoff in solcher Art ausgekochtem Wasser nachzuweisen.

2) Bericht d. chem. Gesellsch. 1874, Bd. 7, p. 879.

3) Vgl. Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 18.





Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

PFLANZENPHYSIOLOGIE.

ZWEITER BAND.



PFLANZENPHYSIOLOGIE.

EIN HANDBUCH

DES

STOFFWECHSELS UND KRAFTWECHSELS IN DER PFLANZE

VON

DR. W. PFEFFER,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN.

ZWEITER BAND.

KRAFTWECHSEL.

MIT 43 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1881.

Inhaltsübersicht.

Seite

itel X. Schädliche und tödtliche Einwirkungen.

Kapitel I.

Die Leistungen der Pflanze.

§ 1. Durch Verwandlung von Spannkraft in lebendige Kraft wird die Betriebskraft gewonnen, vermöge deren die Pflanze Leistungen zu vollbringen vermag. Diese treten uns in Form von Wärme, Licht, Elektrizität, namentlich aber als Bewegungen des Ganzen und seiner constituirenden Theile entgegen. Ohne Bewegungsvorgänge ist Lebensthätigkeit überhaupt undenkbar, denn jene sind ebenso unentbehrlich für chemische Umlagerungen, wie für Fortschaffung irgend eines Stofftheilchens, und machen sich schon äusserlich bemerklich, wenn durch Wachsthum dauernde oder durch gewisse Reizbewegungen vorübergehende gestaltliche Aenderungen erzielt werden. Die gesammten Leistungen lassen sich auch als Molekularbewegungen und Massenbewegungen unterscheiden, je nachdem es sich nur um Schwingungen von Molekülen um eine Gleichgewichtslage handelt, oder Fortbewegungen über den Bereich einer Molekularkraft hinaus erzielt werden. Eine solche Trennung lässt sich übrigens nicht mit aller Strenge durchführen, doch mag es erlaubt sein, in Folgendem von mechanischen Leistungen (mechanischer Arbeit) im Gegensatz zu den als Wärme, Licht oder Elektrizität auftretenden Leistungsformen zu reden.

Die mechanischen Leistungen haben sowohl äussere als auch innere Widerstände zu überwinden. Innere Widerstände fehlen bei keiner Thätigkeit, denn solche stellen sich entgegen bei jeder Dehnung von Zellhäuten, jedem Wachsthum, jeder Fortbewegung eines Stofftheilchens und natürlich auch bei der in chemischen Umlagerungen nöthigen Zerreissung des molekularen Verbandes. Die inneren Widerstände erreichen sicher, namentlich auch in wachsenden Pflanzentheilen, gewaltige Werthe, obgleich genaue Bestimmungen bisher nicht ausgeführt sind. Doch auch die nach Aussen gerichtete Arbeit kann ansehnlich sein, wie u. a. dann, wenn die Wurzel in zähen Boden sich einbohrt oder durch ihr Wachsen Steine auseinandertreibt, zwischen welche sie eindrang. Sind derartige grosse Widerstände nicht zu überwinden, so ist doch immer ein gewisser Kraftaufwand nöthig, um z. B. die im Stoffwechsel entstehende Kohlensäure als Gas nach Aussen zu befördern oder Wasser zu verdampfen. Den einzelnen Zellen und Zellcomplexen treten aber die aus dem gegenseitigen Verband entspringenden Beeinflussungen als äussere Widerstände (im positiven und negativen Sinne) entgegen. Denn von der äusseren Umgebung rühren ja die

Widerstände her, welche die Rinde dem in die Dicke wachsenden Holzkörper, die Knospenschuppen den sich entfaltenden Trieben, die umgebenden Elementarorgane den einzelnen Zellen des Gewebeverbandes entgegensetzen.

Spannkraft, deren Uebergang in lebendige Kraft innere oder äussere Ursachen veranlassen, wird in die Pflanze vorzüglich mit der Nahrung, somit auch durch die von Arbeit der Lichtstrahlen abhängige Produktion organischer Substanz eingeführt, welche ohnehin nur eine besondere Art des Nährstoffgewinnes vorstellt. Indess auch auf andere Weise wird Spannkraft in die Pflanze eingeführt. Werden u. a. unter Bindung freier Wärme Wassertheilchen in Dampfform entrissen, so werden damit Spannkräfte in der Pflanze erzeugt, vermöge derer feste oder gelöste Stofftheilchen Wasser anziehen und eine Bewegung dieses erzielen, welche nach der Zellhaut oder nach dem osmotisch wirksamen Zellinhalt gerichtet ist. Auch wenn durch Wärme vermehrte Molekularbewegungen zu Umsetzungen führen, so sind diese doch wesentlich von Spannkräften abhängig, welche in den sich umsetzenden Körpern geboten sind. Wie auch ein äusserer mechanischer Eingriff die Spannkraft in der Pflanze modificiren kann, ist am augenscheinlichsten bei elastischen Organen, welche mit nachlassender Dehnung wieder zusammenschnellen.

Die Betriebskräfte werden also nicht allein durch eingreifende molekulare Umlagerungen erzielt, wie solche auch in der Athmung uns entgegentreten. Diese ist, wie in § 74 (Bd. I) hervorgehoben wurde, allerdings für die Pflanze unentbehrlich, liefert indess keineswegs die Betriebskraft für alle Funktionen, welche im Organismus zusammenwirken müssen, und die Nothwendigkeit der Athmung fordert keineswegs, dass durch sie der überwiegende Theil der Arbeitskraft gewonnen wird. Bei den Wachsthumsvorgängen der Zellhäute dürfte wohl durch Osmose und Imbibition der grösste Theil der mechanischen Arbeit geleistet werden, und durch diese Molekularkräfte wird ja auch die Wasserbewegung in der Pflanze betrieben.

Die durch Athmung gewonnene Energie vermag also durchaus keinen Maassstab für die in der Pflanze überhaupt zur Verwendung gekommene Arbeitskraft zu geben. Denn mit der besten Kenntniss der Verbrennungswärme werden die durch Osmose und Imbibition erzielten Leistungen nicht bestimmt, und selbst eine genaue Kenntniss der Lösungswärme vermag nicht ohne weiteres die Leistungen anzugeben, welche in der Pflanze durch einen gelösten Stoff vollbracht werden, wenn in osmotischen Wirkungen freie Wärme in Arbeit verwandelt wird. Demnach ist die Reihenfolge der Umwandlungen für die durch einen Körper in der Pflanze erzielbare Arbeitskraft durchaus nicht gleichgültig. Diese wird z. B. geringer ausfallen, wenn Stärke direct im Athmungsprozess verbrannt wird, als wenn zunächst Zucker entsteht, der nach vollbrachten osmotischen Leistungen zu Kohlensäure und Wasser verathmet wird. Dieses steht übrigens, wie nicht weiter gezeigt zu werden braucht, durchaus nicht im Widerspruch mit dem Satze der mechanischen Wärmetheorie, nach welchem der Verlust an Energie, also auch der Gewinn an lebendiger Kraft, allein von dem Anfangs- und Endzustand eines Systemes abhängig ist.

Die gesammte im Verlauf der Entwicklung eingeführte Spannkraft findet sich so wenig wie die gesammte aufgenommene Stoffmenge in der Pflanze vor, denn Energieverluste werden auf verschiedene Weise herbeigeführt, so durch

Leistung äusserer Arbeit, sowie durch Ausgabe materieller Theile oder von Wärme und Licht. Da die Secrete zumeist aus Kohlensäure und Wasser, also aus vollständig verbrannten Produkten bestehen, so verliert die Pflanze auf diesem Wege weniger Energie als Thiere, und auch der Verlust durch Wärmeabgabe ist für die Pflanze jedenfalls geringer als für warmblütige Thiere. Nur in einzelnen Fällen, in denen die Selbsterwärmung ansehnlich ist, büsst die Pflanze durch Wärmeabgabe in erheblicherem Maasse lebendige Kraft ein, während da, wo die Pflanze sogar kühler als die Umgebung ist, die producirte Wärme zur Verdampfung von Wasser u. s. w., also zur Verrichtung von Arbeit in der Pflanze benutzt wird.

Wir müssen uns hier auf obige allgemeine Angaben über die Quellen der Betriebskraft beschränken, die ja z. Th., wie osmotische Leistungen, Imbibition, Athmung, in besonderen Kapiteln behandelt wurden. Allgemein werden natürlich Vorgänge in der Pflanze lebendige Kraft liefern oder für sich in Anspruch nehmen, je nachdem mit der Verwandlung in den bezüglichen Systemen die Summe von Energie abnimmt oder zunimmt, mag es sich nun um Condensation, Polymerisirung, Hydratbildung oder andere als chemische Prozesse handeln. In welchem Sinne die Einführung von Spannkraft durch Licht und Wärme zu nehmen ist, kann nach Obigem nicht zweifelhaft sein. Mit der Produktion organischer Substanz führt sich ein gutes Theil der in der Pflanze vorhandenen Energie auf Arbeit der Lichtstrahlen zurück. Indess auch dunkle Wärme, was gewöhnlich ganz übersehen ist, liefert Arbeit in der Pflanze, nicht nur, indem sie die molekularen Schwingungen vermehrt, sondern auch, indem sie anderweitig Spannkraft schafft. Evident geschieht dieses in der Wasserverdunstung, ist indess überall möglich, wo die bezüglichen Prozesse eine Abkühlung herbeiführen. Da dieses zumeist mit Verdünnung von Lösungen zutrifft[1]), so kann auch dieserhalb durch osmotische Leistungen eine Ueberführung von freier Wärme in Arbeit vermittelt werden[2]). Ausserdem dürften auch verschiedene Prozesse des Stoffwechsels eine Temperaturerniedrigung erzielen[3]). Das Verhältniss auslösender Wirkungen zur ausgelösten Spannkraft ist in der Einleitung dieses Buches dargelegt, und hier ist auch hervorgehoben, dass die Leistungsformen durchaus von den spezifischen Eigenschaften der bezüglichen Organe abhängen.

Die im Entwicklungsgang einer Pflanze aufgewandte Betriebskraft lässt sich nicht genügend, weder aus den erzielten Leistungen, noch aus den die Betriebskraft liefernden Prozessen ermitteln. Es ist sogar nicht zu sagen, wieviel Betriebskraft durch einen bestimmten Vorgang, also durch Osmose oder durch Imbibition oder durch Athmung, gewonnen wird. Denn wenn auch die Menge der verbrannten Stärke genau bekannt sein sollte, so gibt doch die Verbrennungswärme der Stärke keinen sicheren Maassstab, wieviel lebendige Kraft durch Verarbeitung der Stärke in dem complicirten Athmungsprozess für anderweitige Leistungen thatsächlich disponibel wurde. Auf der anderen Seite entzieht sich die in der Pflanze geleistete innere Arbeit der Bestimmung. Dass dieselbe sehr ansehnlich sein muss, ergibt sich u. a. aus der gewaltigen Cohäsionskraft der Zellhäute, welche ja überwunden werden muss, um durch Einschiebung neuer Micellen Wachsthum zu Stande zu bringen. Bekannt ist übrigens, dass durch Osmose und Imbibition mächtige Leistungen erzielt werden. Die ansehnliche, insbesondere von Zellen oder Gewebecomplexen gegen die umgebenden Gewebe geleistete Arbeit ergibt sich aus den schon oben angeführten und anderen Beispielen, die bei Gelegenheit der Spannungszustände, des Wachsens, der Bewegungsvorgänge u. s. w. Erwähnung finden werden. Hinsichtlich dieser zumeist sehr lückenhaften Bestimmungen sei hier nur bemerkt, dass die eigentliche Wachsthumsarbeit nicht gemessen wird, wenn das zur Verhinderung des Wachsens nöthige Gegengewicht bestimmt

1) Naumann, Allgem. u. phys. Chem. 1877, p. 522.

2) Vgl. Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 7, p. 833. Osmot. Untersuchungen 1877, p. 228.

3) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1877, p. 51, u. Sitzungsber. d. Bair. Akad. 3. Jan. 1880, p. 129.

wird, da nunmehr die mit der Ausführung des Wachsthums zusammenhängenden Vorgänge wegfallen.

Die gesammten inneren Leistungen dürften in Pflanzen nicht geringer sein, als in Thieren, deren äussere Arbeit bei freier Bewegung im Allgemeinen die äussere Arbeit der Pflanzen wohl übertrifft. Ein constantes Verhältniss zwischen innerer und äusserer Arbeit kann nicht bestehen, da letztere mit den gebotenen Widerständen variabel gemacht werden kann. Mit dem Entwicklungsgang ändern sich die Vorgänge im Organismus, und deshalb muss der für bestimmte Prozesse nöthige Kraftaufwand zeitlich veränderlich sein. Deshalb wird aber auch die einer einzelnen Quelle entstammende lebendige Kraft nicht dauernd in derselben Weise Verwendung finden. Halten wir uns an die Athmung, so hört mit dem Wachsen das Athmen nicht auf, ferner wird ein verhältnissmässig grosser Bruchtheil der durch Athmung gewonnenen Energie im Spadix der Aroideen, nachdem das ausgiebigste Wachsthum dieses vorbei ist, zur Erzeugung von Wärme verwandt, und das Verhältniss zwischen Athmung und Wachsthum ändert sich mit der Temperatur (I, § 73). Hieraus ergibt sich von selbst, dass die Relation zwischen Athmung und Wachsen (oder Trockensubstanz) nach inneren und äusseren Ursachen variabel ist (I, p. 57). Es lässt sich Gleiches aus Erfahrungen ableiten, wenn man etwa osmotische Leistungen und Wachsen miteinander vergleicht.

Im Allgemeinen arbeitet die Pflanze sehr ökonomisch, da relativ wenig Energie nach Aussen verloren geht. So wird, falls keine Erwärmung stattfindet, die der Athmung entstammende lebendige Kraft gänzlich zu Arbeitsleistungen in der Pflanze benutzt. Allerdings entsteht freie Wärme, aber diese wird zur Verdampfung von Wasser verwandt und geht erst dann für die Pflanze verloren, wenn mit Hemmung der Transpiration die Temperatur der Pflanze sich über die der umgebenden Luft erhebt. Der mechanische Quotient — der Quotient aus aufgewandter lebendiger Kraft in den erzielten mechanischen Effekt — stellt sich also für Pflanzen günstiger, als für warmblütige Thiere oder gar für Maschinen, deren Arbeitsleistung immer nur ein Bruchtheil der Betriebskraft ist. Das obige Beispiel zeigt zugleich, was auch aus anderen Erfahrungen abzuleiten ist, dass der mechanische Quotient nach den gebotenen Verhältnissen einen verschiedenen Werth annimmt. Nähere Studien sind hierüber nicht gemacht, und so lässt es sich, nach Analogie der u. a. an Muskeln [1]) gewonnenen Erfahrungen, nur als wahrscheinliche Vermuthung aussprechen, dass die Pflanze gegen grössere Widerstände energischer und sparsamer arbeitet, als gegen geringere Widerstände. Ebenso fehlt es noch an sicheren Erfahrungen, in wie weit im Hungerzustand in der Pflanze Stoffwechsel und Kraftwechsel, welche ja stets in gegenseitigem Abhängigkeitsverhältniss stehen, zu möglichstem Nutzen der Pflanze sich gestalten.

---

1) Fick, Archiv f. Physiologie 1877, Bd. 16, p. 89.

Kapitel II.

Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Pflanzenkörpers.

Die Festigung der Pflanze.

§ 2. Jede Pflanze und jeder Pflanzentheil muss natürlich genügende Festigkeit besitzen, um die ihm eigene Gestaltung bewahren und den Eingriffen ausreichend widerstehen zu können, welche, extrem gesteigert, ein Zerreissen, Zerbrechen oder Zerquetschen erzielen. Die Ansprüche, welche in dieser Hinsicht an Pflanzen und ihre Theile gemacht werden, sind selbstverständlich in hohem Grade verschieden und auch nach äusseren Verhältnissen sehr variabel. Der Stamm eines Eichbaumes hat nicht nur die Last der Krone zu tragen (strebfest zu sein), sondern muss auch die genügende Biegungsfestigkeit besitzen, um dem Sturme zu trotzen, der ihn zu zerbrechen bestrebt ist. Hinsichtlich der Biegungsfestigkeit werden gewöhnlich an die Wurzel geringere Anforderungen gestellt, während sie longitudinalen Druck auszuhalten hat und durch entsprechenden Zug (Zugfestigkeit) in oft hohem Grade in Anspruch genommen wird, wenn der gebeugte Stamm bestrebt ist, die Wurzel aus dem Boden zu reissen.

Ebenso müssen Zweige, Blätter, Früchte, überhaupt alle Glieder eines Pflanzenkörpers, resp. der sie tragenden Theile, eine je nach Gewicht, Lage u. s. w. veränderliche Zug-, Druck- oder Biegungsfestigkeit besitzen. Reichen auch an kleineren Pflanzentheilen absolut geringere Widerstandskräfte aus, so müssen diese deshalb doch relativ nicht unansehnlicher sein, als für mächtige Pflanzenkörper. Auf die an Steinen im schäumenden Gebirgsbach haftenden Algenfäden wirken Zug und Beugung in oft mächtigem Grade, und verhältnissmässig unansehnlich ist die Last nicht, welche eine fruchttragende Hyphe eines Mucor zu tragen hat. Uebrigens bedarf es eines weiteren Ausmalens hier nicht, da die Gestalt und Lage der Pflanzentheile und die Rücksicht auf das umgebende Medium leicht zu erschliessen gestattet, welche Art von Widerstandsfähigkeit vorzüglich in einem Pflanzengliede in Anspruch genommen wird. Die nur an einer Stütze sich erhebenden Ranken- und Schlingpflanzen lehren zugleich, dass nicht jeder Pflanzenstengel die genügende Tragfähigkeit besitzt, um ohne fremde Hülfe sich aufrecht zu erhalten. Diese Hülfe gewährt nicht wenigen submersen Pflanzen der Auftrieb, welcher durch ihr hinter dem Wasser zurückbleibendes spezifisches Gewicht erzielt wird.

Wie im Näheren bei Besprechung der Gewebespannung erörtert werden soll (II, Kap. III), entspringen oft mächtige Zug- und Druckkräfte aus dem Verband von Elementarorganen und Gewebecomplexen, die eben vermöge gegenseitiger Verkettung gehindert werden, die Gestaltung anzunehmen, welche sie nach dem Isoliren anstreben. Auch wird in den turgescenten Zellen die Wandung durch zuweilen sehr ansehnlichen osmotischen Druck gedehnt. Dass diese

Dehnung unter Umständen ausreichen kann, um die Zellhaut zu zersprengen, zeigt das durch Einbringen in Wasser erzielte Zerplatzen nicht weniger Pollenkörner.

Zur Erreichung eines festeren Aufbaues bedarf es in der Pflanze durchgehends der Zellwandungen, denn die geringe Cohäsion des Protoplasmas gestattet wohl dem Plasmodium eines Myxomyceten u. s. w., eine gewisse Eigengestaltung anzunehmen, vermag indess einem einigermassen ansehnlichen Zug oder Druck nicht zu widerstehen (I, § 7). Deshalb vermögen Primordialzellen grössere und ansehnlich in die Luft sich erhebende Pflanzenkörper nicht zu bilden, vielmehr werden durchgehends vermittelst Zellwandung die Kammern aufgebaut, innerhalb welcher die lebendigen Protoplasma-Organismen eine für ihre Existenz und Thätigkeit geeignete Stätte finden.

In einem Baumstamm, der sich nach dem Tode noch aufrecht erhält, reicht schon zur Erzielung solcher Straffheit die Tragfähigkeit der Zellwandmassen aus. Dagegen lehrt die Schlaffheit welkender Pflanzen, dass in vielen nicht verholzten Gewächsen nur unter Mitwirkung eines genügenden Turgors die unter normalen Verhältnissen bestehende Straffheit und Tragfähigkeit erlangt wird. Hier sind die gleichen Ursachen wirksam, welche eine schlaffe Thierblase straff und widerstandsfähig machen, wenn Wasser oder Luft in dieselbe gepresst wird. Wie die so durch hydrostatischen Druck erzielte Straffheit, muss aber auch auf anderem Wege erzeugte Spannung, also die zwischen Gewebecomplexen bestehende Spannung, einen gewissen Einfluss auf die Biegungsfestigkeit der Gewebe haben. Während also in der That die Straffheit dünnwandigerer Zellen, und dem entsprechend von Geweben, durch Turgor erreicht ist, wird im Allgemeinen damit die Zugfestigkeit der Zellen vermindert, indem ja ein Theil der zur Zerreissung der Wandung nöthigen Dehnkraft durch die osmotische Spannung erzielt wird.

Eine Zelle hat natürlich für die Festigung einen ungleichen Werth, je nachdem ihre Wandung durch Verdickung oder durch spezifische Qualität des Materials in höherem oder geringerem Grade tragfähig ist. In dieser Hinsicht finden sich im Allgemeinen Unterschiede, wo eine Gewebedifferenzirung Platz griff, und bekanntlich finden sich ausser im Holze auch in der Rinde der höheren Pflanze gewöhnlich dickwandigere und dünnwandigere Elementarorgane vereinigt. Offenbar werden aber mit ansehnlicher Wandverdickung die Elementarorgane eine weniger günstige Behausung für den lebendigen Protoplasmakörper, der vielfach frühzeitig in starkwandigen Zellen abstirbt, wie z. B. in den Bastfasern und den übrigen sclerenchymatischen Fasern und Zellen des Rindengewebes, in Holzfasern u. s. w. Während mit der Arbeitstheilung Elementarorgane für bestimmte Funktionen, hier also für Festigung, geeigneter werden, büssen sie an anderen Eigenschaften ein, und offenbar muss ansehnliche Wandverdickung die diosmotische Austauschfähigkeit mit der Umgebung beeinträchtigen. In dieser Hinsicht dürften auch die lebendig bleibenden Collenchymgewebe und andere Zellen eine Einbusse erleiden, während sie durch Wandverdickung ein besseres Festigungsgewebe, also durch gegenseitige Concession für verschiedene Funktionen dienstbar werden.

Wenn aber auch vorwiegend bestimmte Complexe dickwandiger Elementarorgane die Festigkeit der Glieder eines Pflanzenkörpers bedingen, so ist

doch das zartwandige und für sich schon durch verhältnissmässig geringeren Zug zerreissende Parenchym für die genügend tragfähige Construction des Ganzen von wesentlicher Bedeutung. Denn das Welken eines Blattes oder eines krautigen Sprosses wird wesentlich oder auch ausschliesslich durch sinkenden Turgor im Parenchym bedingt, das als Füllgewebe zwischen dem Adernetz des Blattes oder den Gefässbündeln und sclerenchymatischen Strängen des Stengels vorhanden ist. Besonders in letzterem verlaufen die Fibrovasalstränge und sclerenchymatischen Stränge oft auf weite Strecken ganz getrennt, und werden nicht selten allein durch zartwandiges, turgescentes Parenchym zu dem einheitlich wirkenden Balkensystem vereinigt. Das so zusammenschliessende Parenchym kann übrigens, wie leicht einzusehen, einer Compression einen hohen Widerstand entgegensetzen, wenn auch bei longitudinalem Zug leicht eine Zerreissung erfolgt, der in der Pflanze eben durch die Vereinigung mit zugfesten Geweben vorgebeugt ist.

In der Vertheilung der festigenden Elementarorgane machen sich vielfach zweckmässige Anordnungen bemerklich, die, insbesondere wo es sich um Biegungsfestigkeit handelt, erkennen lassen, dass die Erreichung entsprechender Widerstandsfähigkeit mit möglichst wenig Aufwand dickwandiger Elemente angestrebt wird. Dieses wird aber durch möglichst peripherische Lagerung der zugfesten Elemente erreicht, deren Querverbindung dabei zum Zusammenhalt bei Beugungen genügend (schubfest) sein müssen. Gleiche Anordnung des Constructionsmateriales wird ja auch zu gleichem Zwecke in der Technik gewählt. Denn, wie mechanisch leicht darzuthun ist, zerbricht ein cylindrischer Eisenstab bei geringerer Belastung, als ein hohles Rohr bei gleichem Wandungsquerschnitt. Ferner wird bei gleichem Querschnitt der I-förmige Balken eine höhere Belastung ertragen, und eine dem entsprechende Anordnung findet sich nicht selten in langen Blättern und flächenförmig ausgebildeten Stengeln, in denen insbesondere die wesentlich festigenden Elemente gegen die Flächen gerückt werden, so dass gleichsam ein System von I-förmigen Trägern zu Stande kommt, deren Querverbindung parallel zum Querschnitt des Blattes, resp. des Stengels gestellt ist. Wird aber wesentlich nur Zugfestigkeit in Anspruch genommen, so ist nur die Grösse der Querschnittsfläche, nicht die Form eines Balkens für den Widerstand entscheidend. Dem entsprechend pflegen die Wurzeln (übrigens auch die Stengel mancher Wasserpflanzen) eine mehr oder weniger centrale Anordnung der Gefässbündel, überhaupt der festigenden Elementarorgane zu besitzen, und auch in Rhizomen macht sich eine derartige Tendenz gegenüber den oberirdischen Stengeln derselben Pflanze bemerklich.

Insbesondere in krautigen Stengeln der Monocotyledonen ist vielfach, wie durch Schwendener's Untersuchungen bekannt ist, die peripherische, zur Erreichung hoher Biegungsfestigkeit zweckmässige Lage der zugfesten Gewebe sehr evident. Eine vortheilhafte Anordnung wird auch in Blättern und Blattstielen von Monocotylen und Dicotylen vielfach bemerklich und fehlt in krautigen Stengeln von Dicotylen nicht. In diesen treten ausserhalb der Gefässbündel freilich sclerenchymatische Stränge seltener auf, während Collenchymgewebe häufiger in peripherischer Lagerung erscheint und im Vereine mit den freilich zumeist schon mehr nach Innen gerückten Fibrovasalsträngen das wesentlich zugfeste Material vorstellt. Mit dem Dickenwachsthum übernimmt dann in Bäumen und

Sträuchern mehr und mehr die Festigung der Stämme der zunehmende Holzkörper, welcher bei Monocotylen in dieser Hinsicht weniger bedeutungsvoll als bei den Dicotylen zu sein pflegt.

Der Aufbau einer Pflanze kann aber nicht nur auf Festigung, sondern muss insbesondere auch auf Funktionstüchtigkeit berechnet sein. Da dieserhalb u. a. die chlorophyllführenden Gewebe eine peripherische Lagerung anstreben, werden im Allgemeinen die für den Organismus besten Verhältnisse durch gegenseitige Concessionen der ungleichwerthigen Gewebe herstellbar sein. In diesem Sinne ist es aufzufassen, wenn die Festigungsgewebe mit anderen, zu ernährungsphysiologischen Zwecken tauglicheren Geweben sich in die Peripherie theilen, oder wenn letztere eine Hülle um die etwas nach Innen gerückten Festigungsgewebe bilden. In der That bieten insbesondere die auf Biegungsfestigkeit berechneten Stengel von Monocotylen vielfache Beispiele derartiger Concessionen, und das Zurückweichen der festigenden Gewebe in den wesentlich nur zugfest zu construirenden Pflanzengliedern ist dem entsprechend auch als eine für die Pflanze vortheilhafte Anordnung anzusehen.

Die auf Biegungsfestigkeit berechnete Anordnung ist im Allgemeinen geeignet, höheren Widerstand einem radial gerichteten Druck entgegenzusetzen. Uebrigens vermag solches auch durch eine Widerlage gestütztes dünnwandiges Parenchym, und selbst eine einzelne Zelle widersteht einer höheren Compression, sofern eine ansehnliche Turgorkraft die Wandung spannt. In den grossen Zellen einer Caulerpa dienen ausserdem quer eingesetzte, den Zellraum durchziehende Balken [1]) zur Aussteifung des Zellhautschlauches.

Durch das Zusammenfügen mit festigenden Elementarorganen wird aber nicht nur die genügende Tragfähigkeit des Ganzen erreicht, sondern auch Schutz für die am Aufbau betheiligten, weniger resistenten Elemente gewonnen. Abgesehen davon, dass in den auf höheren Widerstand berechneten Stengeln u. s. w. das zartwandigere Gewebe für sich durch die wirksamen Zug- und Druckkräfte zerrissen werden würde, kommen noch durch besondere Anordnungen lokale Schutzeinrichtungen zu Stande, die bisher noch weniger beachtet wurden [2]). Wie der Gefässbündelcylinder der Dicotylen für das umschlossene Mark, bilden offenbar allgemein Sclerenchymscheiden eine schützende Hülle für den umkleideten Raum. Dieser muss dabei nicht immer von einem Gewebecomplex erfüllt sein, denn z. B. in den Nadeln von Pinus sylvestris wird der Harzgang von einer Scheide aus Sclerenchymfasern umgeben [3]). Als ein weiteres Beispiel mag noch auf den Schutz hingewiesen sein, welcher für die zartwandigen Siebtheilelemente aus der Wechsellagerung mit Bastfasergruppen im Phloëm des Stengels der Linde und anderer Pflanzen entspringt.

Die auf Festigung berechnete mechanische Construction der höheren Pflanzen wurde zuerst, insbesondere für Monocotylen, von Schwendener [4]) ausführlich behandelt. Dieser nannte Stereiden die einzelnen festigenden Zellen, Stereome die Constructionstheile des

---

1) Vgl. Schacht, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 344.

2) Vgl. Schwendener, Das mechan. Princip im Bau der Monocotylen 1874, p. 135 u. 159.

3) Vgl. Thomas, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 48.

4) L. c., vgl. auch G. Haberlandt, Die Entwicklungsgesch. d. mechan. Gewebesystems 1879. Ueber Collenchym vgl. Ambronn, Sitzungsber. d. Bot. Vereins f. Brandenburg 1880, Bd. 22, p. 46.

mechanischen Systems und Mestom die nach Abzug der Stereome bleibenden Theile der Fibrovasalstränge. Die Stereiden sind durchgehends dickwandigere Zellen, zu denen demgemäss im Gefässbündel wesentlich die Bastfasern und dickwandigen Holzfasern, ausserdem Stränge aus sclerenchymatischen Elementen in der Rinde, sowie die Collenchymgewebe in dieser zählen, doch wirken auch andere widerstandsfähige Wandungen, wie die der Epidermis, mehr oder weniger festigend, und für die Construction des Ganzen sind, wie oben hervorgehoben wurde, auch die dünnwandigen turgescenten Zellen von Bedeutung. Da selbst die exquisit festigenden Elemente noch anderen Functionen dienen, das Collenchym z. B. längere oder kürzere Zeit chlorophyllführend ist, die Holzfaserwandungen die Wasserleitung vermitteln, so müssten diese bald dem mechanischen Systeme, bald einem anderen Functionssystem beigezählt werden, je nachdem diese oder jene Bedeutung zum Eintheilungsprincip gewählt wird, und als solches ist Assimilation, Aufspeicherung von Reservestoffen, Wasserleitung u. s. w. ebenso berechtigt, als die Festigkeitsconstruction. Deshalb schliesse ich mich hier auch nicht dem Vorschlage Schwendener's an, die Gewebe nach ihrer mechanischen Bedeutung zu gruppiren, halte mich vielmehr mit de Bary[1] an die ältere topographisch-anatomische Eintheilung. Wenn hiernach morphologisch ungleichwerthige Gewebe gleichwerthig functioniren, und ungleiche Functionen Geweben gleicher Dignität zufallen, so gilt Gleiches für alle nach morphologischen Principien gewonnenen Eintheilungen. Die Production organischer Substanz wird sowohl durch Blätter als durch Flachstengel in hervorragender Weise vermittelt, Nährstoffe werden sowohl durch Rhizome als durch Wurzeln aus dem Boden oder aus Wasser aufgenommen, und bei Salvinia functionirt das Wasserblatt in gleichem Sinne. Es ist dieses eben Folge davon, dass auf morphologisch gleichen Ursprung zurückführende Organe verschiedenen Zwecken angepasst sind, wobei übrigens gewöhnlich die Arbeitstheilung in der Pflanze selten so weit geht, dass nur einer einzigen Function dienstbare Organe gewonnen werden.

Da somit Gestalt und Structur von der Function, diese aber auch von jener abhängt, so kann ein causales Verständniss eines Organes nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung der morphologischen und physiologischen Eigenheiten erzielt werden. Eine übersichtliche Eintheilung dürfte für die Gewebe und manche andere Dinge zur Zeit aber nur nach morphologischen Principien möglich sein. Natürlich aber ist es geboten, die bestimmten Functionen dienstbaren Gewebe und Pflanzenglieder aufzusuchen und vergleichend zu studiren, somit auch zu ermitteln, wie sich während der Entwicklung Gestalt und Function ändert. In diesem Sinne wird man auch von einem Durchlüftungssysteme, mechanischem Systeme u. s. w. stets reden, wenn auch die einzelnen Glieder und Gewebecomplexe einer Pflanze nach morphologischen Principien benannt sind.

Wie im Einzelnen die festigenden Systeme in Stengel, Blättern, Wurzeln u. s. w. angeordnet sind, kann hier nicht behandelt und muss in der bezüglichen Literatur nachgesehen werden[2]. Die bei biegungsfester Construction angestrebte peripherische Anordnung der festigenden Elemente demonstrirt unmittelbar der hohle Grashalm, dessen Knoten die Schubfestigkeit verstärken und somit ein Einknicken beim Beugen erschweren. Im Halme von Juncus sind ähnliche Anordnungen der Festigungsgewebe zu finden, doch ist hier der nicht gegliederte Halm von Mark erfüllt, oder mit einem System von Querplatten aus Markgewebe versehen. In Stengeln von Gramineen, Cyperaceen u. a., deren Internodien an der Basis längere Zeit intercalar wachsen, wirken die umhüllenden Blattscheiden verstärkend, und diese sind besonders bei Gramineen über den Knoten fester gebaut. Bei Tradescantia erecta, der Blattscheiden fehlen, ist die Verstärkung der intercalaren Wachsthumszone durch eine Dickenzunahme erreicht (Schwendener, l. c., p. 94). Ein schönes Beispiel einer auf Druckfestigkeit berechneten Construction bieten die nadelförmigen Blätter von Hakea brachyrhyncha u. a.[3], in denen zwischen Epidermis und einem inneren Gewebecylinder

---

1) Anatomie 1877.

2) Schwendener, l. c., de Bary, Anatomie 1877, p. 433 u. a.; auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, 2. Aufl., p. 583. — Eine Behandlung der mechanisch maassgebenden Principien, ausser bei Schwendener, in Weisbach, Lehrb. d. Ingenieur- u. Maschinenmechanik. Auch elementar behandelt in Buff, Lehrb. d. physikal. Mechanik 1874.

3) Abbildg. z. B. Mohl, Vermischte Schriften 1845, Taf. VII, Fig. 2.

sclerenchymatische Zellen wie Radspeichen eingesetzt sind, zwischen denen sehr lockeres zartwandiges Parenchym einen geschützten Platz findet.

Einem mechanischen vortheilhaften Bau entspricht auch die Verjüngung von Pflanzenstengeln nach der Spitze hin, an der ja geringere Lasten und diese zudem an einem kürzeren Hebelarm angreifen. In einigen Versuchen Schwendener's (l. c., p. 98, 161) erwiesen sich die in horizontaler Lage an dem freien verjüngten Ende belasteten Halme von Gramineen und Cyperaceen wenigstens annähernd als Träger gleicher Oberflächenspannung. An den Blättern von Phormium tenax u. a. wird der basale Theil tragfähiger, indem die beiden Blattflächen sich aufrecht zusammenneigen und eine im Querschnitt dreieckige Gestaltung erreicht wird. Ueber die mechanische Construction von Blattstielen u. s. w., sowie über die genügend festigende Verbindung von Mutter- und Tochterspross finden sich bei Schwendener (p. 138) weitere Mittheilungen.

Die auf Beugung und Zusammendrücken berechnete Construction vermag im Allgemeinen auch entsprechenden Widerstand einer Torsion entgegenzustellen, die ja in jene beiden Componenten zerlegt werden kann. Leicht einzusehen ist, dass der Verband prosenchymatischer Zellen durch einen Zug schwieriger, als der Verband parenchymatischer Zellen, zerrissen wird. Die Verwendung von Sclerenchymfasern zu biegungsfesten und zugfesten Constructionen ist somit eine zweckmässige Anordnung, um so mehr, als damit auch Druckfestigkeit erreicht wird, die allerdings auch durch Zusammenfügen parenchymatischer Bausteine erzielt werden kann.

Elastizität und Cohäsion der Zellhäute.

§ 3. Die Elastizitäts- und Festigkeitsverhältnisse der Zellwandungen müssen jedenfalls bekannt sein, wenn die bezüglichen Eigenschaften der Gewebe in die bestimmenden Factoren zergliedert werden sollen, unter denen weiter insbesondere der Turgor und die Art der Zusammenfügung gleichwerthiger und ungleichwerthiger Elementarorgane ins Gewicht fallen. Wesentlich kommen in den lebensthätigen Pflanzen ganz oder theilweise mit Wasser imbibirte Membranen in Betracht, auf welche deshalb in Folgendem insbesondere Rücksicht genommen ist.

Die wesentliche Aenderung der Cohäsionsverhältnisse organisirter Körper mit dem Trocknen zeigt die Erfahrung, dass die im imbibirten Zustand biegsamen und theilweise sehr geschmeidigen Zellwandungen mit dem Wasserverlust spröde werden. Gleichzeitig hiermit wächst, soweit die Erfahrungen reichen, die Cohäsion, so dass also die Zerreissungsfestigkeit und ebenso der Elastizitätsmodulus zunehmen, während die Dehnbarkeit vermindert wird. Sehr weitgehend ändern sich insbesondere die Cohäsionsverhältnisse stark quellender Membranen, und nach Imbibition mit Wasser zerreisst eine Laminaria schon bei geringem Gewicht.

Die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse der imbibirten Zellhäute bieten überhaupt spezifische Unterschiede. Dieses geht wenigstens evident aus den vorliegenden Untersuchungen hervor, welche freilich nicht immer exacte Werthe lieferten, weil öfters nicht eine einzelne Zellwandung, sondern ein Gewebecomplex der Untersuchung unterworfen und eine genaue Bestimmung des Querschnitts der wirksamen Zellhaut wohl keinmal ausgeführt wurde.

Die Dehnbarkeit von ganzen Holzmassen und ebenso von Sclerenchymfasern ist nur gering; für letztere konnte Schwendener[1]) im Maximum eine Verlänge-

---

1) L. c., p. 14.

rung um 1,5 Proc., im Minimum um 0,44 Proc. bei Dehnung bis zur Elastizitätsgrenze finden. Dagegen besitzen die Staubfäden der Cynareen sehr dehnbare Wandungen, die z. Th. sicher eine elastische Dehnung um 100 Proc. vertragen. Bemerkenswerth ist, dass wenigstens in diesen Zellwandungen, bei Belastung bis zur Zerreissung, die Elastizitätsgrenze nicht oder kaum überschritten wird, dass also Tragmodul und Festigkeitsmodul (absolute Festigkeit) nahezu zusammenfallen. Allerdings gilt dieses nicht allgemein, denn nach Ambronn[1]) wird die Elastizitätsgrenze von Collenchymzellen schon bei einer Belastung von 1—2 Kilo pro qmm überschritten, während ein Zerreissen erst bei 8—12 Kilo erfolgt. Vielleicht ist ein derartiges Verhalten verbreiteter in den noch in die Fläche wachsenden Zellhäuten, und jedenfalls ist es bedeutungsvoll für das Collenchym. Denn während dieses erheblich zur Festigung noch wachsender Pflanzentheile beiträgt, wächst es doch mit diesen, eben weil es durch die in der Pflanze wirksamen Zugkräfte genügend, und zwar nach Ambronn über die Elastizitätsgrenze gedehnt wird (vgl. II, § 16). Andrerseits ist das annähernde Zusammenfallen von Tragmodul und Festigkeitsmodul für die Dauergewebe bedeutungsvoll, da zur Erzielung eines stabilen Baues im Allgemeinen doch nur innerhalb der Elastizitätsgrenze belastet werden darf.

Das Tragmodul verholzter und sclerenchymatischer Zellen kann aber das des Schmiedeeisens (17 Kilo) übertreffen und selbst dem des Stahls (24,6 Kilo) gleichkommen, da Schwendener (l. c.) fand, dass Sclerenchymfasern pro qmm mit 15—20 Kilo, vereinzelt bis 25 Kilo belastet werden konnten. Dagegen ist das Festigkeitsmodul für Schmiedeeisen (40,9 Kilo) und für Stahl (82 Kilo) wesentlich höher, da eben für jene Zellhäute Tragmodul und Festigkeitsmodul nahe zusammenfallen. Nach Versuchen von Weinzierl[2]) ist z. B. für die festigenden Zellen in den Blättern von Phormium tenax, resp. Allium porrum, das Tragmodul 20,33 Kilo, resp. 14,71 Kilo, das Festigkeitsmodul 25,41, resp. 17,6 Kilo. Schon vorhin sind die grösseren Differenzen zwischen Tragvermögen und absoluter Festigkeit im Collenchym erwähnt, dem aber immerhin noch ein ansehnliches Festigkeitsmodul zufällt. Dieses ist in dem gequollenen Laube von Laminaria gering, da nach Reinke[3]) schon die Belastung von 1 Kilo zum Zerreissen eines Bandes von 1 qmm Querschnittsfläche ausreichte. Zu gleichem Zwecke bedurfte es bei trockener Laminaria 10 Kilo, und auch Weinzierl (l. c.) fand allgemein, jedoch in geringerem Grade, für Festigungszellen eine Zunahme des Tragmoduls und Festigkeitsmoduls mit der Abnahme des Imbibitionswassers[4]).

Die Existenz spezifischer und gradueller Unterschiede des Tragmoduls und Festigkeitsmoduls unterliegt also keinem Zweifel, doch ist allerdings der Werth dieser Grössen für viele Fälle unermittelt. So ist es auch unbekannt, wie hoch

1) Sitzungsber. d. Bot. Vereins f. Brandenburg 1880, Bd. 22, p. 48.

2) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. I, p. 411.

3) Unters. über d. Quellung 1879, p. 30.

4) Es scheint dieses ganz allgemein für organisirte, auch für die aus dem Thierreich stammenden Körper zu gelten. Wertheim, Annal. d. chim. et d. phys. 1847, III sér., Bd. 21, p. 396. Nach den Erfahrungen Weinzierl's (l. c., p. 460) würde übrigens das Festigkeitsmodul bei einem gewissen Wassergehalt höher sein, als in völlig trockenen Objekten. Immerhin muss es fraglich bleiben, ob diese für die festigenden Gewebecomplexe verschiedener Blätter gewonnenen Resultate auch für ein isolirtes Zellhautstück gelten.

[illegible]

[illegible] Beide bewahren die Zellen ihre cylindrische Gestalt, während doch bei gleichmässiger Dehnbarkeit der Wandung durch Hervorwölben der Seitenwandung eine tonnenförmige Gestalt erreicht werden müsste, wie sie ein Kautschukschlauch erreicht, wenn Wasser in denselben gepresst wird, während die beiden Enden durch Aufbinden auf ein Gasrohr auf gleichem Durchmesser gehalten werden. Derartige Verhältnisse mögen wohl mitwirken, um z. B. an wachsenden und ausgewachsenen Algenfäden die cylindrische Form zu bewahren, die sowohl die Zellkette einer Spirogyra, als auch der einzellige Schlauch einer Vaucheria bietet. Hierbei handelt es sich um ungleiche Dehnbarkeit nach verschiedenen Axen derselben Zellhaut, nicht um differentes Verhalten verschiedener Wandstücke derselben Zelle, die gleichfalls mehr oder weniger weitgehende Unterschiede bieten können.

[illegible] sind die Cohäsions- und Elasticitätsverhältnisse von Hölzern, Bastfasern u. s. w. zwar vielfach geprüft worden[3], doch können die Erfahrungen an ganzen Geweben nur theilweise zu Schlüssen auf die Qualität der einzelnen Wandung benutzt werden. Uebrigens ist auch durch derartige Versuche das absolute Tragvermögen, der sog. Elasticitätsmodulus u. s. w. festgestellt, jedoch wurden für die Wandsubstanz selbst vergleichbare Werthe schon deshalb nicht erhalten, weil die von derselben bedeckte Fläche des Querschnitts unbestimmt blieb. Deshalb ist auch nicht zu sagen, ob und in wie

1) Hierher gehört auch, dass nach Mohl Bot. Ztg. 1853, p. 773 Zellwandungen leichter in Richtung der Streifungen zerreissen.

2) [illegible] Physiol. Unters. 1873, p. [illegible]

3) Vgl. Nördlinger, Techn. Eigenschaften d. Hölzer 1860, und in den angeführten Werken von Weisbach, Buff u. s. w.

weit die für Splint- und Kernholz oder für Herbst- und Frühlingsholz gefundenen Unterschiede von der Qualität der bezüglichen Zellwandungen abhängig sind. In den Experimenten Schwendener's, Weinzierl's, Ambronn's wurden die Querschnittsflächen der wirksamen Wandsubstanz durch Messung möglichst genau bestimmt. Uebrigens gewähren auch diese Versuche nur Annäherungswerthe, und gelegentlich kann eine Trennung von Zellen mitgewirkt haben, da von den genannten Autoren Gewebecomplexe benutzt wurden, welche theilweise von fremdartigen Elementen möglichst separirt waren. Da im Uebrigen die experimentelle Ausführung sich den in der Physik zu gleichen Zwecken üblichen Methoden anschliesst, braucht hier nicht näher darauf eingegangen zu werden.

Da in den Staubfäden der Cynareen cylindrische und in Längsreihen verkettete Zellen vorliegen, so wird durch die Dehnung des ganzen Filamentes auch die Elastizität der einzelnen Zellwandungen gemessen. Da ich an Cynara scolymus neben der schon vorhandenen erheblichen Turgordehnung Verlängerungen innerhalb der Elastizitätsgrenze von 80 Proc. mass, so kommt einzelnen Zellwandungen sicher eine elastische Dehnbarkeit von mehr als 100 Proc. zu[1]. An diesen Staubfäden wurde eine Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze überhaupt nicht beobachtet, und ob eine solche in Staubfäden von Centaurea jacea erreicht wurde, welche nach weitgehender Dehnung eine bleibende Verlängerung von etwa 13 Proc. erfuhren, muss fraglich bleiben, da auch Zerreissungen einzelner Gewebe mitgewirkt haben könnten. Ausser für Staubfäden der Cynareen sind im hohen Grade dehnbare und elastische Zellwandungen für die Asci von Ascobolus und verschiedenen Discomyceten bekannt, die durch Turgor gedehnt werden und mit dem Hervorschleudern der Sporen aus einem sich bildenden Risse auf $^3/_4$ bis $^2/_3$ ihres bisherigen Umfanges plötzlich zusammenschnurren[2].

Zwischen Verlängerung und spannendem Gewicht scheint allgemein keine Proportionalität zu bestehen, vielmehr mit steigender Dehnung für gleichen Spannungszuwachs eine geringere Verlängerung erzielt zu werden. Diese wesentlich für animalische Objekte gewonnenen Erfahrungen[3] dürften wohl auch für vegetabilische organisirte Körper gelten. Dafür spricht auch eine allerdings nicht ganz beweisende Erfahrung, welche ich an den Staubfäden von Cynara scolymus machte (l. c., p. 108). Uebrigens handelt es sich nicht um eine ausschliessliche Eigenschaft der in Wasser quellungsfähigen Körper, da von einer gewissen Dehngrösse ab Villari[4] Gleiches für Kautschuk fand. Ob und in wie weit die Dehnung der festen vegetabilischen organisirten Körper mit kleinen Volumänderungen verknüpft ist, wurde noch nicht genügend untersucht. Dass mit der Beugung organisirter Körper Wassertheilchen von der concaven zur convexen Seite wandern müssen, wurde früher im Vereine mit anderen bezüglichen Verhältnissen behandelt (I, § 5). Ein weiteres Eingehen auf die besonderen Modalitäten, welche bei Beugung, Torsion, Compression in Betracht kommen, ist nicht geboten. Ebenso mag hier der einfache Hinweis genügen, dass in imbibirten organischen Körpern eine elastische Nachwirkung durchgehends ziemlich erheblich und ansehnlicher, als in den getrockneten Körpern zu sein scheint[5].

Die spezifischen Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse lassen sich aus anderweitigen bekannten Qualitäten nicht unbedingt voraussagen. Die sehr dehnbaren Wandungen der Parenchymzellen im Staubfaden der Cynareen besitzen ausserdem die Eigenschaften gewöhnlicher Cellulosewandungen. In diesen Objekten haben auch die etwas verholzten Elementarorgane des Gefässbündels eine erhebliche Dehnbarkeit, während ausserdem die verholzten Wandungen zumeist wenig dehnbar, dagegen in hohem Grade elastisch und tragfähig zu sein scheinen. Die cuticularisirten Zellhäute scheinen häufiger ein klein wenig dehnbarer als andere Wandungen zu sein[6], ohne entfernt solche Dehnbarkeit zu erreichen, wie sie auch den Epidermiswandungen in den Filamenten von Cynareen zukommt. Wie

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 106. Die hohe Dehnbarkeit dieser Filamente kannte schon Covolo (1764); vgl. Pfeffer, l. c., p. 81.

2) De Bary, Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1866. p. 139.

3) Wertheim, l. c. Vgl. die den Muskel betreffenden Angaben in den Lehrbüchern der Thierphysiologie.

4) Annal. d. Phys. u. Chem. 1871, Bd. 219, p. 292.

5) Buff, Physik. Mechanik 1874, Bd. 2, p. 91; Reinke, Unters. über Quellung 1879, p. 17.

6) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 397.

auf gewisse andere Eigenschaften, hat ein weit gehendes Austrocknen auch auf die hier behandelten Verhältnisse Einfluss. Wenigstens fallen Elastizitäts-, Festigkeits- und Tragmodul nach Weinzierl (l. c., p. 456) für die Festigungsgewebe in Blättern etwas höher aus, wenn nach vorausgegangenem Trocknen ein gleicher Wassergehalt der Objekte hergestellt wird.

Aeussere Verhältnisse haben, wie auf die Ausbildung der Zellhaut überhaupt, auch einen Einfluss auf die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse dieser, ohne dass die nächsten hierfür massgebenden Ursachen sich nach den bisherigen Erfahrungen präcisiren liessen[1]. Mangelhafte Beleuchtung scheint im Allgemeinen die Festigkeit der Zellwandungen zu beeinträchtigen. Ein Erfolg der Beleuchtung dürfte es wohl auch sein, dass nach Weinzierl (l. c., p. 439) die von der stärker beleuchteten Oberseite von Blättern entnommene Epidermis für die Wandungen einen etwas höheren Festigkeits- und Elastizitätsmodul ergab, als die Oberhaut der Schattenseite. — In welchem Sinne die Einlagerung von Mineralbestandtheilen, z. B. von Kieselsäure, auf die Eigenschaften der Zellhäute influirt, bleibt noch zu ermitteln. Mag auch das Tragvermögen vielleicht nicht wesentlich durch Einlagerung gewisser Mengen von Kieselsäure beeinflusst werden (vgl. I, § 52), so dürften irgendwelche Variationen der Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse doch wohl gewiss damit erzielt werden.

Die Bedeutung der Spannungen.

§ 4. Nach den für Zug und Druck allgemein gültigen Gesetzen werden natürlich die Zellwandungen auch durch die Spannungen in Anspruch genommen, welche innerhalb der Pflanze durch osmotischen Druck (Turgor), ferner durch den Verband von Geweben (Gewebespannung) und Zellhautschichten (Schichtenspannung) zu Stande kommen. Die einzelne Zelle oder ein Gewebecomplex, als Ganzes betrachtet, gewinnt aber durch diese Spannungen bemerkenswerthe physikalische Eigenschaften, die insbesondere in zartwandigen Zellen dadurch auffallen, dass ohne Turgor die Zellen schlaff sind, während mit zunehmendem osmotischen Druck der Widerstand steigt, welcher einem Beugung oder überhaupt eine Formänderung erstrebenden Eingriff entgegensteht.

Mit Erwerbung dieser Eigenschaften wird aber die Zugfestigkeit der Zellwandung um das Maass der bereits durch Turgor erzielten Dehnkraft herabgedrückt, und dasselbe gilt natürlich für jede auf anderem Wege, also auch für die durch Gewebe- oder Schichtenspannung erzielte Dehnung. Da jedenfalls das Festigkeitsmodul nicht erreicht werden darf, so ist die durch Turgorspannung (ebenso anderweitige Spannungen) erreichbare Beugungsfestigkeit in bestimmte Grenzen gewiesen, steht übrigens ausserdem in einem verwickelteren Verhältniss zu Elastizität, Dehnbarkeit und Festigkeit der Zellwandung, sowie zur Grösse und Gestaltung der Zelle. Unmittelbar ergibt sich aus der Erfahrung, dass der Turgor viel bedeutungsvoller für die Biegungsfestigkeit zartwandiger, als dickwandiger Zellen ist. Wie ferner ein hohles Blechrohr ohne quere Aussteifungen um so leichter einknickt, je länger es ist, erlangt auch der Turgor für Straffheit und Biegungsfestigkeit längerer Zellen eine höhere Bedeutung, und weiter kann die Festigkeit durch Turgorspannung relativ ansehnlicher in Zellen mit vollkommen elastischen Wandungen gesteigert werden.

---

1) Die Erfahrung F. Haberlandt's (Wollny's Forschungen a. d. Agrikulturphysik 1878, Bd. I, p. 415), dass die Bastfasern der unter verschiedenen Bedingungen kultivirten Hanfpflanzen verschiedene Tragfähigkeit besitzen, bietet zunächst kein besonderes physiologisches Interesse.

Analoges gilt übrigens auch für die aus dem Verband von Geweben und Zellhautschichten entspringenden Spannungen.

Auf eine nähere Entwicklung der hier im Allgemeinen angedeuteten Beziehungen kann hier nicht eingegangen werden. In dieser Hinsicht verweise ich auf Schwendener (Das mechan. Princip 1874, p. 101), der die fundamentalen Principien unter Zugrundelegung der Theorie des durch Axenkraft gespannten Balkens darlegte. Das Straffwerden mit zunehmenden Turgor demonstrirt leicht eine Thierblase oder ein Kautschukschlauch, in welchen Luft oder Wasser eingepresst wird. Selbst in solchem einfachen Falle, somit auch hinsichtlich der durch Turgor in Zellen erzielten Spannung, bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Dehnkraft (resp. Dehnung der Wandung) und Zunahme der Biegungsfestigkeit[1], viel weniger gilt dieses für Gewebecomplexe, bei welchen ausser Turgor- und Gewebespannung auch der Verband der Elementarorgane wesentlich in Betracht kommt und sehr gewöhnlich auch dickwandigere Zellen mitwirken. Da Sclerenchymfasern, Holzfasern u. s. w. häufig abgestorben sind, geht ihnen natürlich eine Turgorspannung ab, und in transpirirenden Pflanzen besteht sogar voraussichtlich eine oft erhebliche negative Spannung der Luft (I, § 19), wodurch übrigens nach Obigem die Biegungsfestigkeit dieser dickwandigen Elementarorgane wenig beeinträchtigt wird.

Die Biegungsfestigkeit, Straffheit u. s. w. ist demgemäss in Gewebecomplexen eine Resultante aus verschiedenen Ursachen, insbesondere der Festigkeit der Wandungen, des Turgors, der Gewebespannung und des Verbandes der Elemente untereinander. Diese Factoren kommen aber in spezifisch ungleichem Verhältniss in Betracht und es ist u. a. klar, dass in Holzpflanzen die Festigkeit der Zellwandungen an der bestehenden Straffheit und Tragfähigkeit einen höheren Antheil hat, als bei Krautpflanzen. Wird durch eine Entziehung oder Zufuhr von Wasser die Biegungsfähigkeit modificirt, so bedarf es natürlich wieder besonderer Prüfung, in welchem Grade die obigen Factoren mitwirken. Denn mit dem Turgor ändert sich im Allgemeinen auch die Gewebespannung und die durch turgescente Gewebe vermittelte Aussteifung, endlich kann auch die Festigkeit der Wandung mit dem Wasserverlust einen etwas anderen Werth erreichen. Somit ist das Schlaffwerden welkender Krautpflanzen allerdings wesentlich von dem sinkenden Turgor abhängig, doch zugleich auch von den hiermit Hand in Hand gehenden Variationen anderweitiger Verhältnisse, und das Gleiche gilt für die Gewebe von Mimosa pudica, welche infolge eines Reizes durch sinkenden Turgor erschlaffen. Die Klarstellung dieser allgemeinen Verhältnisse ist insbesondere durch Nägeli und Schwendener (Mikroskop, I. Aufl.) angebahnt. Wenn Hofmeister[2], mit auffallender Geringschätzung des Turgors, die Biegungsfestigkeit und deren Variationen auf Straffheit der Zellwandungen und die Erfolge der Gewebespannung zu schieben suchte, so bedürfen diese zum Theil ziemlich unklaren Auffassungen keiner besonderen Widerlegung.

Je kleiner eine Zelle ist, um so geringere Dehnung bringt ein gegebener hydrostatischer Druck hervor, und selbst dünnwandige Zellen vermögen deshalb einen hohen Turgor auszuhalten. Denn die in Richtung der Tangenten die Zellwand dehnende Kraft ist dem bezüglichen Krümmungsradius umgekehrt proportional, und der Längszug, welchen die Seitenwandung eines Cylinders erfährt, wird bestimmt durch den auf den Endflächen lastenden Druck, nimmt also wie die Querschnittsfläche ab[3].

In jeder von der Kugelgestalt abweichenden turgescenten Zelle erfährt also die umgrenzende Zellwand nach verschiedenen tangentialen Richtungen einen mehr oder weniger ungleichen Zug. Dem entsprechend fallen selbst bei vollkommen gleicher Dicke und Qualität der Wandung die bezüglichen Dehngrössen verschieden aus, wenn der Turgor zunimmt oder abnimmt. Natürlich wird die

---

1) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 404.
2) Pflanzenzelle 1867, p. 268 u. 273. Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 147.
3) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 412.

[illegible]

[illegible] Verdünnung herbeiführen. [illegible] der Durchmesser eines durch hydrostatischen Druck gedehnten Cylinders nicht nothwendig abnehmen, und die eventuelle Abnahme wird im Allgemeinen geringer ausfallen, als bei Dehnung durch ein angehängtes Gewicht, da durch den steigenden hydrostatischen Druck im Innern der Zelle eine Erweiterung des Durchmessers angestrebt wird. In den Blattstielen der Cynareen fand ich[3] in der That den Durchmesser der cylindrischen Zellen nicht merklich verändert, wenn durch zunehmenden Turgor eine Dehnung um [illegible]—30 Proc. erzielt wurde, während bei Dehnung der Filamente durch angehängtes Gewicht der Durchmesser der Zellen sich ansehnlich verminderte. Die Gestaltungen, welche freie [illegible] oder partiell durch Verkettung mit anderen Zellen an ihren freien Bestrebungen gehemmte Zellen durch elastische Dehnungen der Wandung anstreben, lässt sich nur unter bestimmten Voraussetzungen ableiten. Es kann in dieser Hinsicht auf Nägeli und Schwendener [illegible] p. [illegible] verwiesen werden.

In § [illegible] Bd. I ist dargethan, wie der osmotische Druck in Zellen entsteht, und dass aus der erzielten Dehnung von Zellwandungen umgekehrt auf die Höhe des osmotischen Druckes geschlossen werden kann. Ebenso ergibt sich aus dem dort Gesagten, dass der osmotische Druck und damit die Dehnkraft sinkt, wenn z. B. der osmotisch wirkende Körper in einen anderen minder wirksamen übergeht, oder wenn eine Lösung die Zellwand imbibirt, oder wenn die Zellhaut, etwa indem sie Wasser verdampft, dem Zellinhalt Wasser entzieht. Setzen wir nun den osmotischen Druck als constant voraus, so wird eine durch gewaltsame Dehnung erzielte Volumvermehrung des von der Zellhaut umspannten Raumes eine Senkung des Turgors herbeiführen, welche indess nur vorübergehend ist, wenn die Aufnahme von Wasser ermöglicht wird. Das Umgekehrte gilt natürlich für eine Compression, indem das ausfiltrirende Wasser den zuvorigen Druck wieder herstellt, wobei wir davon absehen, dass eine kleine Abweichung durch zunehmende Concentration der osmotisch wirkenden Lösung herbeigeführt wird. So wie Cylinder aus Metall und aus Kautschuk bei Dehnung eine

---

1 Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 113.

2 Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 63. Die Dicke der Längs- und Querwände ist nicht controlirt.

3 Physiol. Unters. 1873, p. 103.

Volumzunahme erfahren, dürfte diese auch bei Dehnung von Schläuchen aus Zellhaut zutreffen [1]), und demgemäss würden bei gewaltsamer Dehnung oder Compression die erwähnten vorübergehenden Turgorschwankungen eintreten.

Die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse von Geweben.

§ 5. Die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Stengel, Wurzeln, überhaupt ganzer Pflanzenglieder, wird man zunächst mit den für homogene Körper üblichen Bezeichnungen belegen und übrigens bestrebt sein müssen, sie als Resultante aus den bezüglichen physikalischen Eigenschaften der einzelnen Elementarorgane und der Art und Weise der Zusammenfügung dieser zu verstehen. Dass letztere von Bedeutung ist, ergibt sich schon zur Genüge aus dem in den vorigen Paragraphen Erwähnten, und ebenso folgt hieraus, dass schon in der einzelnen Zelle nicht allein die Zellhaut für den Complex physikalischer Eigenschaften bestimmend ist.

Ohne hier auf alle Verhältnisse einzugehen, sei doch bemerkt, dass selbst bei Längsdehnung eines Pflanzengliedes ein von Dehnbarkeit und Elastizität der Wandungen abweichendes Verhalten stattfinden kann. Denn z. B. in einem aus locker verbundenen, kugeligen Zellen gebildeten Gewebe wird die Verlängerung zum guten Theil von der Formänderung der Zellen abhängen, etwa ähnlich wie in einer aus Kautschukringen gebildeten Kette. Besteht aber ein Gewebe aus cylindrischen Zellen, so wird die der Längsaxe parallele Zellwand in gleichem Maasse wie der Stengeltheil gedehnt werden müssen, vorausgesetzt, dass keine Längenzunahme durch vorübergehende Verschiebungen oder durch Zerreissung des Verbandes zu Stande kommt [2]). Geschieht letzteres, so wird man allerdings zunächst von einer Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze des Pflanzengliedes sprechen, die indess ihre Erklärung in partieller Vernichtung des zuvorigen Zusammenhaltes findet. Ferner kann eine bleibende Verlängerung durch Wachsthum veranlasst werden, welches infolge der Dehnung beschleunigt oder überhaupt erst veranlasst wurde und insbesondere bei längerer Dehnung ausgiebig zu werden vermag.

Bei einer Compression können die turgescenten Zellen gleichfalls ihre Form und eventuell durch Wasserausgabe ihr Volumen ändern. Das trifft auch bei Beugungen auf der concav werdenden Seite ein, und hierbei kann die Zusammendrückung der Zellen eine sehr weitgehende werden, wie z. B. in den nicht wachsenden Bewegungsgelenken von Oxalis [3]). Natürlich wird hier gleichzeitig eine Dehnung auf der Convexseite erzielt, und im Allgemeinen wird Wasser aus den comprimirten Zellen ausgetrieben werden. Zum Theil deshalb, weil solcher Wasserwechsel Zeit erfordert, erweisen sich junge Wurzeltheile, Stammtheile, auch Wurzelhaare und Pilzhyphen bei plötzlicher Beugung spröde und zerbrechlich, während sie bei langsamer Wirkung weitgehende Biegungen vertragen. Der Turgor ist ja jedenfalls für dieses Verhalten mitbestimmend, da die Sprödigkeit mit dem Welken verschwindet, doch spielt auch die Qualität der Mem-

1) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 399.
2) Vgl. Nägeli u. Schwendener, l. c., p. 404.
3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 70 u. Taf. I, Fig. 5.

[illegible] gleichfalls spröde [illegible] Mit der Zeit ändert sich die Beschaffenheit der Zellwandung, und die Sprödigkeit bei schneller Beugung wird weniger [illegible]

[illegible] verschiedenen Alters nehmen [illegible] bedeutungsvoll für das [illegible] auch der allmähliche [illegible] Entwicklungsgang einer Zelle [illegible] doch die mit ganzen [illegible] allgemein wichtige Verhältnisse [illegible] Stengel oder Wurzeln [illegible] Meristemgewebe, also bei [illegible] und nahm gegen [illegible] weniger ausgewachsenen [illegible] Dauergewebe [illegible] so wird in den noch [illegible] ausgeglichen, [illegible] in den ju- [illegible] von den Zellwandungen [illegible] verlieren, in [illegible]

[illegible]

[illegible]

Vries (l. c., p. 50) die osmotische Druckkraft gewöhnlich etwas höher in jüngeren, als in älteren Zellen ist.

Abweichend von Stengeln, verlängern sich Wurzeln bei Aufhebung des Turgors und verkürzen sich bei Wiederherstellung dieses, eine Folge der schon in § 4, Bd. II erwähnten grösseren Dehnbarkeit der radial gestellten Wandungen. Bei Dehnung turgescenter Wurzeln ergeben diese im wesentlichen ein den Stengeln analoges Resultat. Uebrigens wird durch solche Experimente nur eine Kenntniss der Dehnbarkeit in einer Richtung gewonnen, und es ist klar, dass die Eigenschaften der Zellhäute ebenso nach jeder anderen Axenrichtung erforscht werden müssen, um den Zusammenhang zwischen physikalischen Eigenschaften und Wachsthum ermitteln zu können.

Aus den bezeichneten Eigenschaften erklären sich im Allgemeinen die bei Beugung, Torsion, Stoss u. s. w. in jugendlichen Geweben erzielten Erfolge. Eine selbst ganz vorübergehende Beugung wird nicht ganz ausgeglichen, und wenn ein Spross oder eine Wurzel weitgehend gebogen wird, kann demselben eine ansehnliche Krümmung aufgedrängt werden. Diese wird durch wiederholtes gleichsinniges Biegen verstärkt, durch entgegengesetzte Beugung wieder ausgeglichen, doch hat der wieder gerade gerichtete Pflanzentheil, so gut wie ein longitudinal gedehnter, eine bleibende Verlängerung erfahren. Eine aufgedrängte Beugung kann durch Wachsthum ausgeglichen, aber auch fixirt werden, indem die angestrebte Ausgleichung gewaltsam verhindert wird, bis der bezügliche Pflanzentheil in Dauergewebe übergeht, mit dessen Ausbildung bekanntlich die plastische Eigenschaft verloren und eine vollkommene Elastizität hergestellt wird. Den ganz jugendlichen Geweben von Stengeln, Blättern, Blüthenstielen, sehr jungen Blattanlagen u. s. w. kann also, gleichsam wie einem Bleidraht oder einem Wachsstock, durch gewaltsame Dehnung und Beugung eine abweichende Gestalt aufgedrängt werden, ohne dass die Wachsthumsfähigkeit eingebüsst wird. Dehnend und beugend wirkt auch die Last der von Stengeln, Blüthenstielen u. s. w. getragenen Organe und auf diesem Wege werden in mannigfacher Weise die Richtungsverhältnisse von Pflanzentheilen beeinflusst. Da aber allmählich die plastischen Eigenschaften der Gewebe verloren gehen, gelingt es wohl weiterhin den in den bezüglichen Gliedern angestrebten Wachsthumsvorgängen, eine Last zu heben, welche zuvor den Pflanzentheil niederbeugte. Uebrigens resultiren gewöhnlich die Stellungsänderungen aus dem Zusammenwirken verschiedener Faktoren, unter denen die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Zellwandungen eine mehr oder weniger hervorragende Rolle mitspielen.

Die früher sehr vernachlässigten Cohäsions- und Elastizitätsverhältnisse jugendlicher Pflanzentheile[1]) haben ein hervorragendes Interesse erlangt, nachdem Sachs dieselben in Zusammenhang mit dem Wachsthum brachte. Durch diesen Forscher[2]) wurden auch die wichtigsten der erwähnten allgemeinen Eigenschaften ermittelt, deren Kenntniss ausserdem durch die Arbeiten von de Vries[3]) erweitert wurde. Die Untersuchungsmethoden bestanden

1) Einige Bemerkungen bei de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 11, u. Bd. II, p. 775.

2) Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 688; Arbeit. d. Würzb. Instit. 1873, Bd. I, p. 396.

3) Arbeit. d. Würzb. Instit. 1873, Bd. I, p. 287, u. ebenda 1874, Bd. I, p. 519; Unters. über d. mechan. Urs. d. Zellstreckung 1877 u. die anderweitig citirten Arbeiten.

[illegible] Bewegung und Function der Pflanzentheile [illegible] Aufhebung des Turgors [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] gelungen worden[1]. Ferner können die [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible].

Um die durch Turgor erzielte Dehnung der Wandungen zu ermitteln, ist wohl die Aufhebung jenes durch Salzlösungen die geeignetste Methode[2]. [illegible] die elastischen Dehnungen der Wandungen ausgeglichen werden [illegible] Bd. I [illegible] [illegible] Contraction des Protoplasmakörpers [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] de Vries l. c. p. 6[illegible] [illegible] Pflanzentheile [illegible] Aufhebung der Turgor [illegible] [illegible] de Vries l. c. p. [illegible] vgl. I. § [illegible] [illegible] Aufhebung des Turgors [illegible] möglichst schnell zu erzielen. De Vries benutzte Lösungen von Kochsalz und Salpeter, die bei einem Gehalt von 10 Proc., oder auch schon von 4—7 Proc. Salz in jedem Falle ausreichten, um völlige Plasmolyse in den Untersuchungsobjecten zu erzeugen. Als solche dienten rascher wachsende Pflanzentheile, namentlich auch Blüthenschäfte. Waren die Objecte nur 3—4 mm dick, so wurden sie direct, die grösseren Objecte nach vorheriger Spaltung in zwei Längshälften, in jedem Falle aber erst in die Salzlösung gelegt, nachdem durch vorherigen Aufenthalt in Wasser der normale Turgor hergestellt war. Dieser war nach zwei- bis dreistündigem Aufenthalt in der Salzlösung immer aufgehoben, und ein verlängerter Aufenthalt ergab keine weitere Verkürzung.

Auf diese Weise wurde im Allgemeinen constatirt, dass nur die noch wachsenden Partien durch Plasmolyse eine merkliche Verkürzung erfahren. Diese erreichte im Maximum [illegible] Proc., vereinzelt sogar [illegible] Proc. der ursprünglichen Länge einer schnell wachsenden Zone (l. c. p. [illegible]). Sehr beträchtlich stellte sich z. B. die Verkürzung an [illegible] von [illegible] [illegible] und an [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible]. Als Beleg für die Vertheilung der Dehnung, und um zu zeigen, wie das Maximum dieser mit dem maximalen Wachsthum zusammenfällt, sei hier folgender von de Vries (l. c. p. 9[illegible]) mit einem jungen [illegible] [illegible]

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. [illegible]. Für Wurzeln vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. [illegible], p. [illegible].

2) Zur Messung der durch osmotische Druckkraft bewirkten Dehnungen wurde die Aufhebung des Turgors durch Lösungen zuerst angewandt von Dutrochet (Mémoires, Bruxelles 18[illegible], p. [illegible]. Vgl. auch Pfeffer l. c. p. [illegible] u. Bd. I, § [illegible]). De Vries (l. c. 1877) benutzte diese Methode zuerst, um speciell in den wachsenden Pflanzentheilen die Vertheilung der Turgordehnung zu ermitteln.

3) L. c.; vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. [illegible]; de Vries, l. c. 1877, p. [illegible].

thenstiel von Butomus umbellatus angestellter Versuch mitgetheilt. Der Blüthenschaft wurde durch Tuschmarken in Partialzonen von 20 mm Länge eingetheilt, dann der Zuwachs einer jeden Zone während 12 Stunden bestimmt, und darauf der längsgespaltene Blüthenschaft in 10procentige Salpeterlösung getaucht. Die so erzielten Verkürzungen sind in Folgendem, und zwar auf 20 mm lange Strecken berechnet, mitgetheilt, ebenso die nach 12 Stunden für gleich lange Strecken gefundenen Partialzuwachse.

Zone von oben gerechnet	Dicke des Blüthenschaftes mm	Partialzuwachse pro 20 mm	Verkürzung pro 20 mm in $2^1/_2$ St.	Verkürzung pro 20 mm in $4^1/_2$ St.
I	4,7	3,1	1,8	1,8
II	5,2	4,0	1,8	1,9
III	5,4	4,9	1,8	1,8
IV	5,8	**5,6**	1,8	**2,1**
V	6,2	5,3	1,8	1,8
VI	6,3	4,2	1,6	1,7
VII	6,4	3,0	1,7	1,8
VIII	7,0	1,7	1,5	—

Auf wesentlich gleiche Resultate deuten einige von de Vries (l. c., p. 17 u. 84) angestellte Versuche, in denen die Pflanzentheile durch Wasser von 60° C. getödtet wurden. Auch harmoniren, soweit es der Natur der Sache nach zu erwarten, die Experimente, in denen der Turgor durch Welken vermindert, resp. aufgehoben wurde. Aus mannigfachen Gründen vermag diese Methode weniger gute Resultate zu geben, als die plasmolytischen Versuche, worüber im Näheren de Vries (l. c., p. 15 u. 109) zu vergleichen ist.

Durch gleiche Untersuchungsmethoden wurde von de Vries[1]) die Verlängerung der Wurzeln mit Aufhebung des Turgors, also ein den Stengeln entgegengesetztes Verhalten constatirt, und entsprechend findet Verkürzung der Wurzeln bei Zunahme des Turgors statt. Eine Strecke von 80 mm, welche an einer Hauptwurzel von Dipsacus fullonum markirt worden war, hatte sich, voraussichtlich unter Mitwirkung von Wachsthum, auf 78,2 mm im Laufe von 80 Stunden verkürzt, nachdem das Versuchsobjekt in Wasser gelegt worden war. Bei Plasmolyse mit Salpeterlösung verlängerte sich dann die fragliche Zone auf 80,6 mm, also um 2,4 mm. Diese Dimensionsänderungen erlöschen auch bei den Wurzeln in älteren Partien und sind in jugendlicheren Zonen am ansehnlichsten. Aktiv sind natürlich nur lebendige Zellen betheiligt.

Längsdehnungen. Diese wurden zuerst von Sachs, dann von de Vries einfach ausgeführt, indem letzterer die Endknospe mit Hülfe von Korkplatten festklemmte, dann den Spross entsprechend dehnte und durch Feststecken eines zuvor an demselben befestigten Bindfadens gespannt erhielt. Nach Ausführung der bezüglichen Messungen wurde dem Spross Verkürzung gestattet und die bleibende Verlängerung bestimmt. Als Beleg für das p. 18 Gesagte sei hier ein von de Vries (l. c., 1877, p. 117) mit einem Blüthenstiel von Plantago media ausgeführter Versuch mitgetheilt, dessen Turgor zuvor durch Einlegen in 10procentige Kochsalzlösung aufgehoben ward. In der nachstehenden Tabelle, in der alle Werthe auf zu Beginn des Versuches 20 mm lange Zonen bezogen wurden, sind mitgetheilt die Partialzuwachse, die Verkürzung des turgescenten Objektes durch Plasmolyse, die Wiederverlängerung der Zonen bei einer Dehnung, die den Blüthenstiel auf die Länge des turgescenten Zustandes brachte (schwache Dehnung), und die Verlängerung der Zonen des plasmolytischen Blüthenstieles bei noch stärkerer Dehnung. Weiter ist die bleibende Verlängerung und die als Differenz zwischen dieser und der starken Dehnung sich ergebende elastische Dehnung angegeben. Der Blüthenstiel war oben, in Zone I, 1,1 mm, ausserdem 1,2 mm dick.

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 66.

Zone	Partial-zuwachse in 12 St. mm	Verkürzung in der Lösung in 5 St. mm	Längenzunahme bei schwacher Dehnung mm	bei starker Dehnung mm	Bleibende Verlängerung mm	Elastische Dehnung mm
I	**5,2**	2,0	2,1	**4,1**	**1,0**	**3,1**
II	**5,2**	**2,2**	**2,2**	3,9	0,8	**3,1**
III	1,5	1,3	0,8	1,6	0,2	1,4
IV	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1
V	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1

Die mit turgescenten Sprossen früher von de Vries (l. c., 1874, p. 536) angestellten Versuche führten zu analogen Resultaten.

Die nur allmähliche Verkürzung, also die elastische Nachwirkung, macht eine genaue Bestimmung der bleibenden Dehnung und der elastischen Dehnung schwierig. In turgescenten Sprossen greift zudem Wachsthum störend ein, und wenn dieses in plasmolytischen Sprossen fehlt, so erschweren doch in diesen andere Umstände genaue Bestimmungen. De Vries kam deshalb auch in zahlreichen Versuchen (l. c., 1877, p. 113) zu keinem ganz sicheren Schlusse, meint indess, dass in jüngeren Zonen die Elastizitätsgrenze der Wandungen durch die Turgordehnung erreicht oder überschritten wird, während in älteren Zonen die Turgorspannung nicht so weit gehe und noch merkliche Verlängerung durch gewaltsame Dehnung ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze möglich sei. Uebrigens scheint im Allgemeinen die Turgordehnung in jüngeren Zonen ansehnlicher zu sein, da de Vries (l. c., 1877, p. 50) in einem jungen Blüthenstiel von Cephalaria leucantha durch 3procentige Salpeterlösung Plasmolyse nur in einzelnen Zellen der älteren Zone der wachsenden Strecke fand, während bei 4procentiger Lösung nur die Zellen der jüngsten Zone keine Contraction des Protoplasmas zeigten, die aber in 5procentiger Lösung eintrat. Uebrigens machen sich auch Differenzen in den verschiedenen Zellen derselben Zone bemerklich.

Torsion und Biegsamkeit. Wie an turgescenten Sprossen die höchste Längsdehnung in den jüngsten Geweben besteht, so fällt für diese auch Torsion und Biegsamkeit am ausgiebigsten aus. Nur hinsichtlich der letzteren mögen hier einige Bemerkungen Platz finden, indem ich im Uebrigen auf die Versuche von de Vries (l. c., 1874, p. 538) verweise. Dieser bestimmte die Beugung, welche die 1 cm langen Zonen eines horizontal gehaltenen Sprosses bei gleichem Zuge erfuhren. Dabei ergab sich u. a. bei einem Versuch mit dem Blüthenschaft von Dipsacus fullonum in der obersten (jüngsten) Zone eine Ablenkung von 30°, in den folgenden 3 Zonen von 20°, in Zone V und VI von 10°, in Zone VII von 5°. Die bleibende Ablenkung betrug in Zone I = 15°, in II und III = 10°, in III, IV, V = 5° und war in VI = 0°.

Wird ein horizontal liegender und an seiner Basis befestigter Spross an seiner freien Spitze belastet, so fällt die maximale Beugung mehr oder weniger fern von der Endknospe und kann in ältere, nicht mehr wachsende Zonen zu liegen kommen [1]). Es ergibt sich dieses als Resultante daraus, dass von der Spitze nach dem Anheftungspunkt die Biegsamkeit abnimmt, die statischen Momente aber zunehmen. Uebrigens hat die Lage der stärksten Beugung Bedeutung für die von Dehnung abhängigen Wachsthumsvorgänge.

Bei der Beugung verkürzt sich, wie zu erwarten, die concave und verlängert sich die convexe Seite; ein Unterschied, den in freilich abgeschwächtem Maasse auch noch die bleibende Krümmung zeigt. Durch wiederholtes Hin- und Herbiegen kann, als Folge dieser nicht ganz sich ausgleichenden Verlängerungen, das übrigens erschlaffende Internodium etwas an Länge gewinnen. So fand Sachs (Lehrb. III. Aufl., p. 690) die Stiele junger Inflorescenzen von Valeriana officinalis von 200 mm auf 201,5 mm verlängert, als er dieselben nach wiederholtem Hin- und Herbiegen wieder gerade richtete. Bei gleichem Verfahren zeigte aber

1) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 691, u. Arbeit. d. Würzb. Instit. 1873, Bd. I, p. 393, für Wurzeln. De Vries, l. c., p. 539.

ein junges Internodium von Vitis vinifera unveränderte Länge, und ein älteres Internodium hatte sich von 133,8 mm auf 133 mm verkürzt.

Beugungen durch Erschütterung und Stoss. Werden wachsende Sprosse geschüttelt oder werden Stösse an die Spitze oder ferner von dieser applicirt, so nimmt der Sprossgipfel eine mehr oder weniger weitgehende Biegung an, welche in der Ruhe allmählich wieder ausgeglichen wird. Diese Erscheinungen sind als Erfolge der Beugung leicht verständlich, indem eine Krümmung nach der Seite hinterbleibt, nach welcher der hin- und hergeschleuderte Pflanzentheil die stärkste Ausbiegung erfährt. Die gleichzeitige Erschlaffung verstärkt natürlich die Beugung, und selbstverständlich ist das Gewicht des überhängenden Theiles für die Krümmungscurve mitbestimmend, welche demgemäss ihr Maximum in einer von der Sprossspitze mehr oder weniger entfernten Zone erreicht und übrigens auf jugendlichere Sprosstheile beschränkt bleibt. Prillieux[1]) hat diese von Hofmeister[2]) entdeckten Erscheinungen richtig als Erfolg einseitiger Beugung erkannt, und Sachs[3]) brachte dieselben in genetischen Zusammenhang mit der Ductilität wachsender Pflanzentheile. Deshalb bedürfen diese Phänomene einer eingehenden Behandlung nicht, da mit der Richtung, nach welcher die stärkste Ausbiegung stattfand, auch die auftretende Krümmungsrichtung bestimmt ist. Natürlich wird der Sprossgipfel auch nach irgend einer Seite überhängen, wenn ohne Erschütterung eine gewisse Erschlaffung durch sinkenden Turgor oder eine partielle Ausgleichung der Gewebespannung erzielt wird[4]).

Die Erfolge von Stössen lassen sich, wie es Prillieux that, an einem aufrecht stehenden, an der Basis festgehaltenen Bleidraht demonstriren. Wird die Spitze dieses mit einem Stabe angeschlagen, so erfolgt eine bleibende, gegen die einfallenden Stösse convexe Beugung. Wird dagegen die Basis genügend angeschlagen, so setzt sich die Erschütterung, wie an einem Seile, als Welle fort, und sofern die oscillirende Spitze die grössten Amplituden nach der Seite hin ausführt, von welcher her die Stösse erfolgten, wird eine nach dieser Richtung hinzielende Beugung bleiben. Eben diese Unterschiede werden an Sprossen bemerklich, je nachdem dieselben an der Spitze oder an der Basis durch einen Stab oder das Pendel einer Uhr getroffen werden, und begreiflicherweise wächst die Krümmung oder wird überhaupt erst merklich bei öfterer Wiederholung schwächerer Stösse, während ein einziger kräftiger Schlag schon merkliche Biegung erzeugen kann. Die Angabe Hofmeister's, dass die convexe und concave Kante sich verlängern, hat durch Prillieux und Sachs keine Bestätigung gefunden, da diese vielmehr, wie bei anderen Beugungen, eine Verkürzung der concaven Seite constatirten. Gewisse Formänderungen an Blättern, die gleichfalls Hofmeister als Erfolg von Erschütterungen feststellte, kommen sicherlich durch analoge Ursachen, wohl wesentlich durch Modifikation von Turgor und Gewebespannung, zu Wege. Ebenso zählen hierher die an Blüthenstielen von A. Kerner[5]) durch Reibung oder Erschütterung erzielten Bewegungen.

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 248.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 237.

3) Lehrb. 1873, III. Aufl., p. 692.

4) Durch gleiche Ursachen kamen offenbar auch die Erschlaffungen zu Wege, welche Humboldt (Ingenhousz, Ernährung d. Pflanzen, übers. v. Fischer, 1798, p. 42) beobachtete, als er elektrische Entladungen durch Pflanzen leitete.

5) Die Schutzmittel des Pollens 1874, p. 34.

Kapitel III.

Gewebespannung.

§ 6. Die in der Pflanze bestehenden Spannungserscheinungen, auf welche schon im vorigen Kapitel vielfach Rücksicht genommen werden musste, lassen sich als Gewebespannung, Schichtenspannung und Turgorspannung unterscheiden. Letztere kommt bekanntlich durch den hydrostatischen (wesentlich osmotischen) Druck des Zellinhaltes gegen die Zellwandung zu Stande, während als Schichtenspannung die zwischen den Schichten einer Zellhaut, eines Stärkekorns u. s. w. bestehende Spannung bezeichnet wird, und Gewebespannung endlich durch die Zug- und Druckkräfte erzeugt wird, welche die miteinander vereinigten Elementarorgane und Gewebecomplexe aufeinander ausüben.

Da durch die Spannung die antagonistisch verbundenen Gewebetheile gedehnt oder comprimirt sind, so kommen mit deren Isolirung, überhaupt mit der Aufhebung der Spannung, entsprechende Dimensionsänderungen zu Stande, welche Sinn und Richtung der bezüglichen Spannung kennzeichnen. Eine Verkürzung zeigt also im Allgemeinen an, dass die Zellhaut, die Zellhautschicht oder das Gewebe passiv gedehnt war, d. h. unter Zugspannung oder negativer Spannung stand, während eine Verlängerung auf Compression (Druckspannung oder positive Spannung) schliessen lässt, und dasselbe gilt natürlich, wenn eine andere als die Längendimension ins Auge gefasst wird.

Im Verbande ergibt sich Länge, Durchmesser und Gestaltung als Resultirende aus den antagonistischen Bestrebungen. Wo diese entsprechend zusammenwirken, werden natürlich auch Krümmungen, Zerreissungen oder Erweiterung, resp. Verengerung von Rissen erzielt, Verhältnisse, die über die in den fraglichen Theilen bestehenden Spannungen Aufschluss zu geben vermögen. Es ist übrigens nicht immer leicht, aus den thatsächlichen Beobachtungen die faktisch maassgebenden, öfters verwickelten Spannungszustände in den einzelnen verbundenen Zellhautschichten oder Geweben zu erschliessen. Uebrigens braucht auf die maassgebenden mechanischen Probleme hier um so weniger eingegangen zu werden, als dieselben von Nägeli und Schwendener [1]) in klarer Weise dargestellt sind. Warum zwei Kautschukstreifen oder zwei Gewebecomplexe, welche miteinander verbunden wurden, nachdem sie auf gleiche Länge gedehnt waren, sich selbst überlassen eine nach dem kürzeren Streifen concave Beugung erfahren, ist ohne weiteres einleuchtend, und wenn diese Krümmung bis zur Ringform geht, wird natürlich der bezügliche Ring je nach den Spannungsverhältnissen mehr oder weniger klaffen. Unter bestimmten Bedingungen werden ferner die Beugungen nicht auf eine Ebene beschränkt sein und Torsionen oder Windungen zu Stande kommen.

---

1) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 406 u. 414.

Spannung besteht selbstverständlich sowohl zwischen gleichartigen, als ungleichartigen Theilen. So sind ja z. B. häufig ungleichartige Gewebecomplexe, auch todte und lebende Elementarorgane, in Antagonismus getreten, und in der turgescenten Zelle ist die Zellhaut negativ, der Zellinhalt positiv gespannt. Dass einer jeden Spannung stets eine der Intensität nach gleiche Gegenspannung entspricht, braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden.

Was Längs-, Radial- und Tangentialspannung zu nennen ist, bedarf keiner Erläuterung, doch sind diese Bezeichnungen der Natur der Sache nach nur dann eindeutig, wenn eine Axe des bezüglichen Pflanzengliedes als Längsaxe unzweifelhaft angesprochen wird. Uebrigens ist bei den bezüglichen Untersuchungen der auf Radial- und Tangentialrichtung fallende Antheil oft nicht genauer ermittelt und die Existenz von Spannungen in den zur Längsaxe senkrechten Richtungen mit dem Ausdruck Querspannung belegt worden. Torsionsspannung hat für uns dieselbe Bedeutung, wie in der Mechanik, und kann demgemäss auch in Zug und Druck als Componenten zerlegt werden.

Die beim Isoliren vereinter Theile eintretende Verlängerung und Verkürzung kann natürlich nur über die Richtung, nicht aber über die Intensität der Spannung Aufschluss geben, denn die Dimensionsänderungen hängen wesentlich ab von Elastizitätsmodul, Mächtigkeit der wirksamen Elemente und, insbesondere in Gewebecomplexen, wie aus Kap. II hervorgeht, von mannigfachen Factoren, die mitbestimmend für die Elastizitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Ganzen und seiner Theile sind. Da Zug- und Druckspannung in den antagonistischen Complexen gleiche Intensität haben, so zeigt die verschiedene Verlängerung, resp. Verkürzung der Schichten beim Isoliren unmittelbar an, dass mit gleicher mechanischer Arbeit eine ungleiche Verlängerung oder Verkürzung erreicht werden muss, je nachdem man diesen oder jenen abgetrennten Complex dem Experimente unterwirft. Das Gewicht, welches das verkürzte Gewebe bis zur ursprünglichen Länge dehnt, gibt aber ein Maass für die Intensität, mit der die bezüglichen Gewebe vor dem Isoliren gegeneinander gespannt waren. Ein aus einem positiv gespannten Kautschukstreif und einem negativ gespannten Stahlstreif componirtes System kann leicht versinnlichen, wie ungleich die Dimensionsänderungen mit der Trennung ausfallen können, indem eben derselbe Zug, welcher einen Kautschukstreif ansehnlich dehnt, an einem Stahlstreif eine nur minimale Verlängerung erzielt.

Gewöhnlich sind Gewebe, Zellhautschichten u. s. w. gleichzeitig in longitudinaler und transversaler Richtung gegeneinander gespannt, doch bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen Längs- und Querspannung, so dass jene ansehnlich sein kann, wenn diese gering ist, und umgekehrt. Uebrigens führt eine Variation der Längsspannung im Allgemeinen zu einer Veränderung der Querspannung und Modificationen dieser werden sich in der nach longitudinaler Richtung gemessenen Spannung geltend machen. Zur Versinnlichung der auch für Gewebecomplexe gültigen allgemeinen Verhältnisse kann ein Glasrohr dienen, in das ein Kautschukcylinder eingepasst oder über welches ein Kautschukrohr gezogen ist. Wird letzteres in die Länge gedehnt, so wird eine Verringerung des Durchmessers angestrebt und demgemäss die Querspannung gesteigert, ebenso nimmt der gegen die Glaswandung geübte Druck zu, wenn der eingesetzte Kautschukcylinder zusammengepresst wird.

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit der Aufhellung bestimmter Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet, bei deren Besprechung die bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebespannung als Ursache der Beugungen wurde von Duhamel[1]) hingewiesen, ebenso von Lindsay[2]) gelegentlich der Untersuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mimosa pudica. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet[3]), welcher auch die Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben entspringenden Spannungen richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und dadurch erzielte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen, insbesondere durch Wachsthum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hinsicht entsprechen die Auffassungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt und sind correcter, als die Ansichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister[4]) werthvolle Aufschlüsse über die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichtenspannungen) und deren Aenderungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches aus Dimensionsänderung beim Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch Sachs[5]) und namentlich durch G. Kraus[6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu richtiger Auffassung der Spannungen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener[7]) beigetragen.

Längsspannung.

§ 7. Die Kenntniss der thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit Rücksicht auf Wachsthum besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich von einer Dehnung der Zellhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative Spannung wird also im Allgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Spannung aber auf eine Hemmung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu besprechenden Beziehungen zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an dieser Stelle einige Rücksicht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung gegebener Spannungszustände hervorheben zu können.

Im Urmeristem und den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Geweben der Stengel- und der Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugendlichen Hutpilzen ist eine Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren nachzuweisen. Weiterhin stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen Wachsthumsstrebens verschiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen die cuticularisirten Epiderme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein, während diesen gegenüber die benachbarten turgescenten und zartwandigen Zellen positive Spannung zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

---

1) De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

2) Vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

3) Memoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

4) Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

5) Experimentalphys. 1865, p. 465.

6) Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

7) Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 402.

Obiger und noch anderer Verhältnisse halber wird die im Gewebeverband bestehende Spannung beim Isoliren selbst dem Sinne nach durch die Dimensionsänderungen nicht immer unmittelbar angezeigt. Ist z. B. die Rinde in longitudinaler und transversaler Richtung negativ gespannt, so wird ein abgetrennter Rindenring kürzer und deshalb weiter, während die Ausgleichung der Tangentialspannung eine Verengerung herbeiführt. Von dem Verhältniss dieser entgegengesetzten Aenderungen hängt es also ab, ob als Resultante der Durchmesser des isolirten Ringes zu- oder abnimmt. Entsprechende Erwägungen, die hier nicht weiter ausgemalt werden können, sind immer nöthig, um fehlerhafte Rückschlüsse auf die in Pflanzen vorhandenen Spannungen zu vermeiden. Mit dem Isoliren ändern sich ausserdem manche Eigenschaften der Gewebe. So wird ja jede turgescente Zelle beim Verletzen schlaff, weil ihr Turgor vernichtet wird, und eine Erschlaffung erfährt auch das innerhalb der Pflanze straffe Mark. Letzteres ist Folge des sinkenden Turgors, der herbeigeführt wird durch Volumzunahme, welche die Zellen bei Verlängerung des in der Pflanze negativ gespannten Markes erfahren, und deshalb unterbleibt auch das Erschlaffen, wenn durch Einlegen des isolirten Markes in Wasser das zur Herstellung des Turgors nöthige Wasser geboten ist.

Gewisse Spannungen bestehen wohl in allen Pflanzen, und wenn jene zuweilen nur gering sind, so erreichen sie in anderen Fällen um so ansehnlichere Werthe. Turgorspannung mangelt im Allgemeinen keiner lebensthätigen Zelle, und zwischen vereinigten Elementarorganen besteht wohl der Regel nach eine gewisse Gewebespannung, die freilich in jugendlichen Geweben öfters wenig ansehnlich ist, mit der Ausbildung der Elementarorgane gewöhnlich aber bis zu einem gewissen Grade zunimmt. Es trifft dieses auch zu, wenn weitergehende Gewebedifferenzirungen unterbleiben, wie u. a. die Stiele von Hutpilzen lehren.

Entstehung und Variation von Spannungen wird durch alle Mittel erzielt, welche entsprechende Dimensionsänderungen erzeugen. In solchem Sinne wirken demgemäss Wachsen und Absterben von Elementarorganen, ferner Verlängerungen oder Verkürzungen, die durch Turgor, Imbibition, Wärme, durch Gestaltänderung von Zellen u. s. w. veranlasst werden. Damit können aber Spannungen vorübergehend oder dauernd sogar umgekehrt werden, und dass z. B. ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt wird, trifft häufig zu, wenn Mark oder andere turgescente Gewebe absterben. Uebrigens sind Spannungsschwankungen selbstverständlich noch in einem nur aus todten Elementarorganen bestehenden Verbande möglich, wie u. a. die durch hygroskopische Eigenschaften erzielten Bewegungen vielfach lehren. Da durch Dehnungen endlich Zerreissung, Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze oder Wachsthum erzielt wird, so kann die Spannungsintensität natürlich ein gewisses, aber spezifisch sehr verschiedenes Maass nicht überschreiten.

Ausser für Festigung von Pflanzentheilen sind die Spannungszustände bedeutungsvoll für Wachsthum, sowie für die mit oder ohne Wachsen vermittelten Bewegungsvorgänge. Da das in dieser Hinsicht Bekannte in besonderen Kapiteln behandelt wird, so können im Folgenden nur die Spannungsverhältnisse im Allgemeinen berücksichtigt werden. Insbesondere werden wir uns an die Gewebespannung, nebenbei auch an die Schichtenspannung zu halten haben, während der Turgor als solcher nicht berücksichtigt zu werden braucht, da das allgemein Wesentliche bereits erörtert ist (I, § 11; II, Kap. II).

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit der Aufhellung bestimmter Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet, bei deren Besprechung die bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebespannung als Ursache der Beugungen wurde von Duhamel [1]) hingewiesen, ebenso von Lindsay [2]) gelegentlich der Untersuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mimosa pudica. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet [3]), welcher auch die Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben entspringenden Spannungen richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und dadurch erzielte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen, insbesondere durch Wachsthum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hinsicht entsprechen die Auffassungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt und sind correcter, als die Ansichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister [4]) werthvolle Aufschlüsse über die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichtenspannungen) und deren Aenderungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches aus Dimensionsänderung beim Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch Sachs [5]) und namentlich durch G. Kraus [6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu richtiger Auffassung der Spannungen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener [7]) beigetragen.

Längsspannung.

§ 7. Die Kenntniss der thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit Rücksicht auf Wachsthum besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich von einer Dehnung der Zellhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative Spannung wird also im Allgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Spannung aber auf eine Hemmung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu besprechenden Beziehungen zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an dieser Stelle einige Rücksicht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung gegebener Spannungszustände hervorheben zu können.

Im Urmeristem und den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Geweben der Stengel- und der Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugendlichen Hutpilzen ist eine Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren nachzuweisen. Weiterhin stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen Wachsthumsstrebens verschiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen die cuticularisirten Epiderme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein, während diesen gegenüber die benachbarten turgescenten und zartwandigen Zellen positive Spannung zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

---

1) De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

2) Vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

3) Memoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

4) Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

5) Experimentalphys. 1865, p. 465.

6) Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

7) Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 402.

Obiger und noch anderer Verhältnisse halber wird die im Gewebeverband bestehende Spannung beim Isoliren selbst dem Sinne nach durch die Dimensionsänderungen nicht immer unmittelbar angezeigt. Ist z. B. die Rinde in longitudinaler und transversaler Richtung negativ gespannt, so wird ein abgetrennter Rindenring kürzer und deshalb weiter, während die Ausgleichung der Tangentialspannung eine Verengerung herbeiführt. Von dem Verhältniss dieser entgegengesetzten Aenderungen hängt es also ab, ob als Resultante der Durchmesser des isolirten Ringes zu- oder abnimmt. Entsprechende Erwägungen, die hier nicht weiter ausgemalt werden können, sind immer nöthig, um fehlerhafte Rückschlüsse auf die in Pflanzen vorhandenen Spannungen zu vermeiden. Mit dem Isoliren ändern sich ausserdem manche Eigenschaften der Gewebe. So wird ja jede turgescente Zelle beim Verletzen schlaff, weil ihr Turgor vernichtet wird, und eine Erschlaffung erfährt auch das innerhalb der Pflanze straffe Mark. Letzteres ist Folge des sinkenden Turgors, der herbeigeführt wird durch Volumzunahme, welche die Zellen bei Verlängerung des in der Pflanze negativ gespannten Markes erfahren, und deshalb unterbleibt auch das Erschlaffen, wenn durch Einlegen des isolirten Markes in Wasser das zur Herstellung des Turgors nöthige Wasser geboten ist.

Gewisse Spannungen bestehen wohl in allen Pflanzen, und wenn jene zuweilen nur gering sind, so erreichen sie in anderen Fällen um so ansehnlichere Werthe. Turgorspannung mangelt im Allgemeinen keiner lebensthätigen Zelle, und zwischen vereinigten Elementarorganen besteht wohl der Regel nach eine gewisse Gewebespannung, die freilich in jugendlichen Geweben öfters wenig ansehnlich ist, mit der Ausbildung der Elementarorgane gewöhnlich aber bis zu einem gewissen Grade zunimmt. Es trifft dieses auch zu, wenn weitergehende Gewebedifferenzirungen unterbleiben, wie u. a. die Stiele von Hutpilzen lehren.

Entstehung und Variation von Spannungen wird durch alle Mittel erzielt, welche entsprechende Dimensionsänderungen erzeugen. In solchem Sinne wirken demgemäss Wachsen und Absterben von Elementarorganen, ferner Verlängerungen oder Verkürzungen, die durch Turgor, Imbibition, Wärme, durch Gestaltänderung von Zellen u. s. w. veranlasst werden. Damit können aber Spannungen vorübergehend oder dauernd sogar umgekehrt werden, und dass z. B. ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt wird, trifft häufig zu, wenn Mark oder andere turgescente Gewebe absterben. Uebrigens sind Spannungsschwankungen selbstverständlich noch in einem nur aus todten Elementarorganen bestehenden Verbande möglich, wie u. a. die durch hygroskopische Eigenschaften erzielten Bewegungen vielfach lehren. Da durch Dehnungen endlich Zerreissung, Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze oder Wachsthum erzielt wird, so kann die Spannungsintensität natürlich ein gewisses, aber spezifisch sehr verschiedenes Maass nicht überschreiten.

Ausser für Festigung von Pflanzentheilen sind die Spannungszustände bedeutungsvoll für Wachsthum, sowie für die mit oder ohne Wachsen vermittelten Bewegungsvorgänge. Da das in dieser Hinsicht Bekannte in besonderen Kapiteln behandelt wird, so können im Folgenden nur die Spannungsverhältnisse im Allgemeinen berücksichtigt werden. Insbesondere werden wir uns an die Gewebespannung, nebenbei auch an die Schichtenspannung zu halten haben, während der Turgor als solcher nicht berücksichtigt zu werden braucht, da das allgemein Wesentliche bereits erörtert ist (I, § 11; II, Kap. II).

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit der Aufhellung bestimmter Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet, bei deren Besprechung die bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebespannung als Ursache der Beugungen wurde von Duhamel[1]) hingewiesen, ebenso von Lindsay[2]) gelegentlich der Untersuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mimosa pudica. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet[3]), welcher auch die Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben entspringenden Spannungen richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und dadurch erzielte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen, insbesondere durch Wachsthum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hinsicht entsprechen die Auffassungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt und sind correcter, als die Ansichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister[4]) werthvolle Aufschlüsse über die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichtenspannungen) und deren Aenderungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches aus Dimensionsänderung beim Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch Sachs[5]) und namentlich durch G. Kraus[6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu richtiger Auffassung der Spannungen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener[7]) beigetragen.

Längsspannung.

§ 7. Die Kenntniss der thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit Rücksicht auf Wachsthum besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich von einer Dehnung der Zellhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative Spannung wird also im Allgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Spannung aber auf eine Hemmung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu besprechenden Beziehungen zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an dieser Stelle einige Rücksicht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung gegebener Spannungszustände hervorheben zu können.

Im Urmeristem und den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Geweben der Stengel- und der Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugendlichen Hutpilzen ist eine Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren nachzuweisen. Weiterhin stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen Wachsthumsstrebens verschiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen die cuticularisirten Epiderme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein, während diesen gegenüber die benachbarten turgescenten und zartwandigen Zellen positive Spannung zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

---

1) De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

2) Vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

3) Mémoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

4) Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

5) Experimentalphys. 1865, p. 465.

6) Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

7) Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 402.

Obiger und noch anderer Verhältnisse halber wird die im Gewebeverband bestehende Spannung beim Isoliren selbst dem Sinne nach durch die Dimensionsänderungen nicht immer unmittelbar angezeigt. Ist z. B. die Rinde in longitudinaler und transversaler Richtung negativ gespannt, so wird ein abgetrennter Rindenring kürzer und deshalb weiter, während die Ausgleichung der Tangentialspannung eine Verengerung herbeiführt. Von dem Verhältniss dieser entgegengesetzten Aenderungen hängt es also ab, ob als Resultante der Durchmesser des isolirten Ringes zu- oder abnimmt. Entsprechende Erwägungen, die hier nicht weiter ausgemalt werden können, sind immer nöthig, um fehlerhafte Rückschlüsse auf die in Pflanzen vorhandenen Spannungen zu vermeiden. Mit dem Isoliren ändern sich ausserdem manche Eigenschaften der Gewebe. So wird ja jede turgescente Zelle beim Verletzen schlaff, weil ihr Turgor vernichtet wird, und eine Erschlaffung erfährt auch das innerhalb der Pflanze straffe Mark. Letzteres ist Folge des sinkenden Turgors, der herbeigeführt wird durch Volumzunahme, welche die Zellen bei Verlängerung des in der Pflanze negativ gespannten Markes erfahren, und deshalb unterbleibt auch das Erschlaffen, wenn durch Einlegen des isolirten Markes in Wasser das zur Herstellung des Turgors nöthige Wasser geboten ist.

Gewisse Spannungen bestehen wohl in allen Pflanzen, und wenn jene zuweilen nur gering sind, so erreichen sie in anderen Fällen um so ansehnlichere Werthe. Turgorspannung mangelt im Allgemeinen keiner lebensthätigen Zelle, und zwischen vereinigten Elementarorganen besteht wohl der Regel nach eine gewisse Gewebespannung, die freilich in jugendlichen Geweben öfters wenig ansehnlich ist, mit der Ausbildung der Elementarorgane gewöhnlich aber bis zu einem gewissen Grade zunimmt. Es trifft dieses auch zu, wenn weitergehende Gewebedifferenzirungen unterbleiben, wie u. a. die Stiele von Hutpilzen lehren.

Entstehung und Variation von Spannungen wird durch alle Mittel erzielt, welche entsprechende Dimensionsänderungen erzeugen. In solchem Sinne wirken demgemäss Wachsen und Absterben von Elementarorganen, ferner Verlängerungen oder Verkürzungen, die durch Turgor, Imbibition, Wärme, durch Gestaltänderung von Zellen u. s. w. veranlasst werden. Damit können aber Spannungen vorübergehend oder dauernd sogar umgekehrt werden, und dass z. B. ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt wird, trifft häufig zu, wenn Mark oder andere turgescente Gewebe absterben. Uebrigens sind Spannungsschwankungen selbstverständlich noch in einem nur aus todten Elementarorganen bestehenden Verbande möglich, wie u. a. die durch hygroskopische Eigenschaften erzielten Bewegungen vielfach lehren. Da durch Dehnungen endlich Zerreissung, Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze oder Wachsthum erzielt wird, so kann die Spannungsintensität natürlich ein gewisses, aber spezifisch sehr verschiedenes Maass nicht überschreiten.

Ausser für Festigung von Pflanzentheilen sind die Spannungszustände bedeutungsvoll für Wachsthum, sowie für die mit oder ohne Wachsen vermittelten Bewegungsvorgänge. Da das in dieser Hinsicht Bekannte in besonderen Kapiteln behandelt wird, so können im Folgenden nur die Spannungsverhältnisse im Allgemeinen berücksichtigt werden. Insbesondere werden wir uns an die Gewebespannung, nebenbei auch an die Schichtenspannung zu halten haben, während der Turgor als solcher nicht berücksichtigt zu werden braucht, da das allgemein Wesentliche bereits erörtert ist (I, § 11; II, Kap. II).

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit der Aufhellung bestimmter Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet, bei deren Besprechung die bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebespannung als Ursache der Beugungen wurde von Duhamel[1]) hingewiesen, ebenso von Lindsay[2]) gelegentlich der Untersuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mimosa pudica. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet[3]), welcher auch die Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben entspringenden Spannungen richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und dadurch erzielte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen, insbesondere durch Wachsthum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hinsicht entsprechen die Auffassungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt und sind correcter, als die Ansichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister[4]) werthvolle Aufschlüsse über die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichtenspannungen) und deren Aenderungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches aus Dimensionsänderung beim Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch Sachs[5]) und namentlich durch G. Kraus[6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu richtiger Auffassung der Spannungen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener[7]) beigetragen.

Längsspannung.

§ 7. Die Kenntniss der thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit Rücksicht auf Wachsthum besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich von einer Dehnung der Zellhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative Spannung wird also im Allgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Spannung aber auf eine Hemmung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu besprechenden Beziehungen zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an dieser Stelle einige Rücksicht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung gegebener Spannungszustände hervorheben zu können.

Im Urmeristem und den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Geweben der Stengel- und der Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugendlichen Hutpilzen ist eine Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren nachzuweisen. Weiterhin stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen Wachsthumsstrebens verschiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen die cuticularisirten Epiderme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein, während diesen gegenüber die benachbarten turgescenten und zartwandigen Zellen positive Spannung zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

---

1) De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.
2) Vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.
3) Mémoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.
4) Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.
5) Experimentalphys. 1865, p. 465.
6) Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.
7) Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 402.

Obiger und noch anderer Verhältnisse halber wird die im Gewebeverband bestehende Spannung beim Isoliren selbst dem Sinne nach durch die Dimensionsänderungen nicht immer unmittelbar angezeigt. Ist z. B. die Rinde in longitudinaler und transversaler Richtung negativ gespannt, so wird ein abgetrennter Rindenring kürzer und deshalb weiter, während die Ausgleichung der Tangentialspannung eine Verengerung herbeiführt. Von dem Verhältniss dieser entgegengesetzten Aenderungen hängt es also ab, ob als Resultante der Durchmesser des isolirten Ringes zu- oder abnimmt. Entsprechende Erwägungen, die hier nicht weiter ausgemalt werden können, sind immer nöthig, um fehlerhafte Rückschlüsse auf die in Pflanzen vorhandenen Spannungen zu vermeiden. Mit dem Isoliren ändern sich ausserdem manche Eigenschaften der Gewebe. So wird ja jede turgescente Zelle beim Verletzen schlaff, weil ihr Turgor vernichtet wird, und eine Erschlaffung erfährt auch das innerhalb der Pflanze straffe Mark. Letzteres ist Folge des sinkenden Turgors, der herbeigeführt wird durch Volumzunahme, welche die Zellen bei Verlängerung des in der Pflanze negativ gespannten Markes erfahren, und deshalb unterbleibt auch das Erschlaffen, wenn durch Einlegen des isolirten Markes in Wasser das zur Herstellung des Turgors nöthige Wasser geboten ist.

Gewisse Spannungen bestehen wohl in allen Pflanzen, und wenn jene zuweilen nur gering sind, so erreichen sie in anderen Fällen um so ansehnlichere Werthe. Turgorspannung mangelt im Allgemeinen keiner lebensthätigen Zelle, und zwischen vereinigten Elementarorganen besteht wohl der Regel nach eine gewisse Gewebespannung, die freilich in jugendlichen Geweben öfters wenig ansehnlich ist, mit der Ausbildung der Elementarorgane gewöhnlich aber bis zu einem gewissen Grade zunimmt. Es trifft dieses auch zu, wenn weitergehende Gewebedifferenzirungen unterbleiben, wie u. a. die Stiele von Hutpilzen lehren.

Entstehung und Variation von Spannungen wird durch alle Mittel erzielt, welche entsprechende Dimensionsänderungen erzeugen. In solchem Sinne wirken demgemäss Wachsen und Absterben von Elementarorganen, ferner Verlängerungen oder Verkürzungen, die durch Turgor, Imbibition, Wärme, durch Gestaltänderung von Zellen u. s. w. veranlasst werden. Damit können aber Spannungen vorübergehend oder dauernd sogar umgekehrt werden, und dass z. B. ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt wird, trifft häufig zu, wenn Mark oder andere turgescente Gewebe absterben. Uebrigens sind Spannungsschwankungen selbstverständlich noch in einem nur aus todten Elementarorganen bestehenden Verbande möglich, wie u. a. die durch hygroskopische Eigenschaften erzielten Bewegungen vielfach lehren. Da durch Dehnungen endlich Zerreissung, Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze oder Wachsthum erzielt wird, so kann die Spannungsintensität natürlich ein gewisses, aber spezifisch sehr verschiedenes Maass nicht überschreiten.

Ausser für Festigung von Pflanzentheilen sind die Spannungszustände bedeutungsvoll für Wachsthum, sowie für die mit oder ohne Wachsen vermittelten Bewegungsvorgänge. Da das in dieser Hinsicht Bekannte in besonderen Kapiteln behandelt wird, so können im Folgenden nur die Spannungsverhältnisse im Allgemeinen berücksichtigt werden. Insbesondere werden wir uns an die Gewebespannung, nebenbei auch an die Schichtenspannung zu halten haben, während der Turgor als solcher nicht berücksichtigt zu werden braucht, da das allgemein Wesentliche bereits erörtert ist (I, § 11; II, Kap. II).

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit der Aufhellung bestimmter Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet, bei deren Besprechung die bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebespannung als Ursache der Beugungen wurde von Duhamel[1]) hingewiesen, ebenso von Lindsay[2]) gelegentlich der Untersuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mimosa pudica. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet[3]), welcher auch die Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben entspringenden Spannungen richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und dadurch erzielte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen, insbesondere durch Wachsthum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hinsicht entsprechen die Auffassungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt und sind correcter, als die Ansichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister[4]) werthvolle Aufschlüsse über die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichtenspannungen) und deren Aenderungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches aus Dimensionsänderung beim Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch Sachs[5]) und namentlich durch G. Kraus[6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu richtiger Auffassung der Spannungen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener[7]) beigetragen.

Längsspannung.

§ 7. Die Kenntniss der thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit Rücksicht auf Wachsthum besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich von einer Dehnung der Zellhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative Spannung wird also im Allgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Spannung aber auf eine Hemmung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu besprechenden Beziehungen zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an dieser Stelle einige Rücksicht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung gegebener Spannungszustände hervorheben zu können.

Im Urmeristem und den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Geweben der Stengel- und der Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugendlichen Hutpilzen ist eine Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren nachzuweisen. Weiterhin stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen Wachsthumsstrebens verschiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen die cuticularisirten Epiderme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein, während diesen gegenüber die benachbarten turgescenten und zartwandigen Zellen positive Spannung zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

---

1) De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

2) Vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

3) Memoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

4) Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

5) Experimentalphys. 1865, p. 465.

6) Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

7) Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 402.

Obiger und noch anderer Verhältnisse halber wird die im Gewebeverband herrschende Spannung beim Isoliren selbst dem Sinne nach durch die Dimensionsänderungen nicht immer unmittelbar angezeigt. Ist z. B. die Rinde in longitudinaler und transversaler Richtung negativ gespannt, so wird ein abgetrennter Rindenring kürzer und deshalb weiter, während die Ausgleichung der Tangentialspannung eine Verengerung herbeiführt. Von dem Verhältniss dieser entgegengesetzten Aenderungen hängt es also ab, ob als Resultante der Durchmesser des isolirten Ringes zu- oder abnimmt. Entsprechende Erwägungen, die hier nicht weiter ausgemalt werden können, sind immer nöthig, um fehlerhafte Rückschlüsse auf die in Pflanzen vorhandenen Spannungen zu vermeiden. Mit dem Isoliren ändern sich ausserdem manche Eigenschaften der Gewebe. So wird ja jede turgescente Zelle beim Verletzen schlaff, weil ihr Turgor vernichtet wird, und eine Erschlaffung erfährt auch das innerhalb der Pflanze straffe Mark. Letzteres ist Folge des sinkenden Turgors, der herbeigeführt wird durch Volumzunahme, welche die Zellen bei Verlängerung des in der Pflanze negativ gespannten Markes erfahren, und deshalb unterbleibt auch das Erschlaffen, wenn durch Einlegen des isolirten Markes in Wasser das zur Herstellung des Turgors nöthige Wasser geboten ist.

Gewisse Spannungen bestehen wohl in allen Pflanzen, und wenn jene zuweilen nur gering sind, so erreichen sie in anderen Fällen um so ansehnlichere Werthe. Turgorspannung mangelt im Allgemeinen keiner lebensthätigen Zelle, und zwischen vereinigten Elementarorganen besteht wohl der Regel nach eine gewisse Gewebespannung, die freilich in jugendlichen Geweben öfters wenig ansehnlich ist, mit der Ausbildung der Elementarorgane gewöhnlich aber bis zu einem gewissen Grade zunimmt. Es trifft dieses auch zu, wenn weitergehende Gewebedifferenzirungen unterbleiben, wie u. a. die Stiele von Hutpilzen lehren.

Entstehung und Variation von Spannungen wird durch alle Mittel erzielt, welche entsprechende Dimensionsänderungen erzeugen. In solchem Sinne wirken demgemäss Wachsen und Absterben von Elementarorganen, ferner Verlängerungen oder Verkürzungen, die durch Turgor, Imbibition, Wärme, durch Gestaltänderung von Zellen u. s. w. veranlasst werden. Damit können aber Spannungen vorübergehend oder dauernd sogar umgekehrt werden, und dass z. B. ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt wird, trifft häufig zu, wenn Mark oder andere turgescente Gewebe absterben. Uebrigens sind Spannungsschwankungen selbstverständlich noch in einem nur aus todten Elementarorganen bestehenden Verbande möglich, wie u. a. die durch hygroskopische Eigenschaften erzielten Bewegungen vielfach lehren. Da durch Dehnungen endlich Zerreissung, Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze oder Wachsthum erzielt wird, so kann die Spannungsintensität natürlich ein gewisses, aber spezifisch sehr verschiedenes Maass nicht überschreiten.

Ausser für Festigung von Pflanzentheilen sind die Spannungszustände bedeutungsvoll für Wachsthum, sowie für die mit oder ohne Wachsen vermittelten Bewegungsvorgänge. Da das in dieser Hinsicht Bekannte in besonderen Kapiteln behandelt wird, so können im Folgenden nur die Spannungsverhältnisse im Allgemeinen berücksichtigt werden. Besonders werden wir uns an die Gewebespannung, nebenbei auch an die Schichtenspannung zu halten haben, während der Turgor als solcher nicht berücksichtigt zu werden braucht, da das allgemein Wesentliche bereits erörtert ist (I, § 11; II, Kap. II).

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit der Aufhellung bestimmter Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet, bei deren Besprechung die bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebespannung als Ursache der Beugungen wurde von Duhamel [1]) hingewiesen, ebenso von Lindsay [2]) gelegentlich der Untersuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mimosa pudica. Allgemeine Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutrochet [3]), welcher auch die Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben entspringenden Spannungen richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsänderungen und dadurch erzielte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen, insbesondere durch Wachsthum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hinsicht entsprechen die Auffassungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt und sind correcter, als die Ansichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesentlich in den Zellwandungen und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Turgors aber unterschätzte und vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister [4]) werthvolle Aufschlüsse über die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichtenspannungen) und deren Aenderungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches aus Dimensionsänderung beim Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch Sachs [5]) und namentlich durch G. Kraus [6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu richtiger Auffassung der Spannungen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen von Nägeli und Schwendener [7]) beigetragen.

Längsspannung.

§ 7. Die Kenntniss der thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit Rücksicht auf Wachsthum besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich von einer Dehnung der Zellhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative Spannung wird also im Allgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Spannung aber auf eine Hemmung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu besprechenden Beziehungen zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an dieser Stelle einige Rücksicht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung gegebener Spannungszustände hervorheben zu können.

Im Urmeristem und den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Geweben der Stengel- und der Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugendlichen Hutpilzen ist eine Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren nachzuweisen. Weiterhin stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen Wachsthumsstrebens verschiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen die cuticularisirten Epiderme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein, während diesen gegenüber die benachbarten turgescenten und zartwandigen Zellen positive Spannung zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

---

1) De l'exploitation des bois 1764, Bd. II, p. 479.

2) Vgl. die Lit. in Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 3.

3) Memoires, Brüssel 1837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier mitgetheilten Auffassungen schon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig bedeutungsvoll ist eine Arbeit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4, p. 321). Zwar wurde von diesem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobachtet, indess der Mechanismus nicht richtig erkannt.

4) Jahrb. f. wiss. Botan. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497. Pflanzenzelle 1867, p. 267 ff.

5) Experimentalphys. 1865, p. 465.

6) Bot. Ztg. 1867, p. 105, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

7) Mikroskop 1867, I. Aufl., p. 402.

cklung unseres Gegenstandes ist gleichfalls zum guten Theil mit
r Vorgänge, insbesondere von Bewegungsvorgängen, verkettet,
bezüglichen Literaturangaben gebracht werden. Auf Gewebe-
Beugungen wurde von Duhamel[1]) hingewiesen, ebenso von Lind-
rsuchungen der Bewegungsvorgänge im Blattstielgelenk von Mi-
Betrachtungen über Spannungszustände finden sich bei Dutro-
Turgorspannung, sowie die aus dem Verband von Geweben
n richtig unterschied, ferner erkannte, dass Spannungsände-
lte Bewegungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen,
hum, Turgor und Imbibition von Wandungen. In causaler Hin-
ssungen Dutrochet's im Wesentlichen dem wahren Sachverhalt
nsichten Hofmeister's, welcher die Spannungsursachen wesent-
und deren Imbibitionszuständen suchte, die Bedeutung des Tur-
d vielfach verkannte. Dagegen verdanken wir Hofmeister[4])
die factisch bestehenden Gewebespannungen (auch Schichten-
derungen mit Ausbildung der Pflanzentheile, soweit solches
m Isoliren zu ermitteln ist. Diese Kenntnisse wurden durch
ch G. Kraus[6]) erweitert. Zur Klärung der Sachlage und zu rich-
ngen haben dann ganz besonders die allgemeinen Erörterungen
r[7]) beigetragen.

Längsspannung.

er thatsächlich bestehenden Gewebespannung ist mit
besonders deshalb wichtig, weil dieses wesentlich
llhaut abhängig oder beeinflusst wird. Eine negative
llgemeinen Wachsthum begünstigen, positive Span-
ung hinarbeiten. Auf diese erst in Kap. IV näher zu
en zwischen Dehnung und Wachsthum muss schon an
cht genommen werden, um die bezügliche Bedeutung
ände hervorheben zu können.
den unmittelbar anschliessenden jugendlichen Gewe-
Wurzelspitze, in jungen Blattanlagen, in ganz jugend-
Gewebespannung nicht oder nur in schwachen Spuren
stellt sich diese zunächst als Erfolg eines ungleichen
schiedener Gewebecomplexe ein. Insbesondere pflegen
rme und verholzten Elemente negativ gespannt zu sein,
er die benachbarten turgescenten und zartwandigen
zeigen. Letztere bleiben gewöhnlich auch fernerhin,

bois 1764, Bd. II, p. 479.
er, Physiol. Unters. 1873, p. 3.
837, p. 225—235, u. d. folgend. Kap. Theilweise sind die hier
chon seit 1824 in verschiedenen Aufsätzen entwickelt. — Wenig
beit Johnson's (Annal. d. scienc. naturell. 1835, II sér., Bd. 4,
esem Forscher manches factische Spannungsverhältniss beobach-
nicht richtig erkannt.
n. 1859, Bd. 2, p. 237; 1863, Bd. 3, p. 81. Flora 1862, p. 497.

1865, p. 465.
05, u. 1871, p. 367. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.
Aufl., p. 402.

so lange sie einen hohen Turgor bewahren, positiv gespannt, wenigstens in der Richtung, nach welcher sie ein ausgiebiges Längenwachsthum anstreben. Diese Regeln gelten, so weit bekannt, für die meisten Fälle, mögen wir Stengel, Blätter oder Wurzeln oder aus Gewebecomplexen aufgebaute cryptogamische Gewächse ins Auge fassen. Wir müssen uns im Folgenden aber an die allein näher studirten Stengel und Wurzeln von Blüthenpflanzen halten und werden zunächst die Längsspannung dieser Glieder behandeln.

In Internodien, übrigens ebenso in Blattstielen, stellt sich nach den Beobachtungen von Hofmeister und insbesondere von Sachs und G. Kraus mit beginnender Gewebedifferenzirung merkliche Gewebespannung ein. Mit Bezug auf die beim Isoliren eintretende Verlängerung, resp. Verkürzung nimmt die Längsspannung zunächst zu, um weiterhin mit der Ausbildung der Internodien wieder zurückzugehen. Werden in noch lebhaft sich streckenden und turgescenten Internodien durch entsprechende Längsschnitte Epidermis (mit dem nächst angrenzenden Gewebe), Holzkörper und Mark isolirt, so wird dieses sogleich länger, als das unverletzte Internodium, während der Holzkörper etwas, die Rinde sich ansehnlicher verkürzt. Im Allgemeinen ist also die Epidermis am meisten gedehnt, das Mark am meisten zusammengepresst, und von diesem nach Aussen fortschreitend ist jede folgende Gewebelage negativ gegen die vorausgehende innere gespannt. Es wird dieses auch dadurch gekennzeichnet, dass nicht nur die durch mediane Halbirung gewonnenen Lamellen (Fig. 1, *A*), sondern auch isolirte Epidermisstreifen (*B*) sich sogleich concav nach Aussen beugen und bei Einlegen in Wasser eine noch weiter gehende Krümmung annehmen. Zur Anstellung solcher Beobachtungen schneidet man durch zwei parallele Schnitte eine mediane Längslamelle aus dem Internodium, an der sogleich und mit möglichster Vermeidung eines Wasserverlustes durch Transpiration die entsprechenden Ablösungen durch scharfe Schnitte gemacht werden. Experimente dieser Art, ebenso vergleichende Messungen des unverletzten Internodiums und der abgetrennten Gewebestreifen lehren, dass auch bei Pflanzen, in deren Internodien die Gefässbündel zerstreut stehen und eine Sonderung in Mark und Holzkörper nach dicotylischem Typus nicht existirt, doch ähnliche Spannungsverhältnisse zwischen dem centralen Gewebecylinder und den umkleidenden Cylindermänteln bestehen.

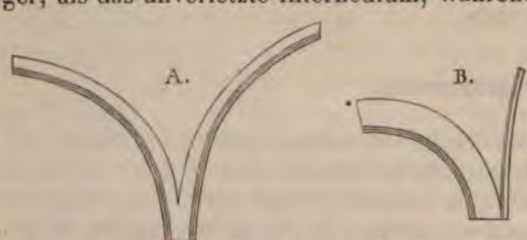


Fig. 1. Mediane Längslamellen aus beinahe ausgewachsenen Internodien von Coleus Blumei.

Mit der Abnahme des Längenwachsthums und der gleichzeitig fortschreitenden Ausbildung der Cuticula und verholzter Elementarorgane verringert sich, wie aus der unten mitgetheilten Tabelle zu ersehen ist, Verlängerung und Verkürzung der isolirten Elemente. Ebenso tritt nun eine geringere Krümmung von Längsstreifen ein, die auch nach Einlegen in Wasser nicht mehr so ansehnlich, wie an Lamellen aus jugendlicheren Internodien, zunimmt. Insbesondere wird an ausgebildeten Holzkörpern kaum eine Verkürzung beim Isoliren beobachtet, doch nimmt auch die Verlängerung des Markes, selbst wenn dieses tur-

gescent bleibt, ab. Weiter verwischt sich nicht selten die bisherige Regel, dass eine innere Gewebeschicht positiv gegen einen umgebenden Cylindermantel gespannt ist, denn häufiger nimmt das turgescente Rindenparenchym eine positive Spannung gegen den Holzkörper an.

Nach definitiv abgeschlossenem Längenwachsthum zeigen die isolirten Gewebe nur sehr geringe, theilweise kaum messbare Längendifferenzen. Hinsichtlich des Holzkörpers gilt dieses auch für die Bewegungsgelenke von Phaseolus, Mimosa u. a., in welchen nach dem Auswachsen das jenen umkleidende Parenchym eine hohe Spannung bewahrt und sich sehr ansehnlich beim Isoliren verlängert [1]. Die positive Spannung des umkleidenden Gewebes gegen den Holzkörper zeigt auch die gegen Holzkörper concave Krümmung der Fig. 2, *A*, welche eine median längsgespaltene Lamelle aus dem Bewegungsgelenke von Mimosa pudica vorstellt. Dieser positiven Spannung entsprechend, krümmte sich auch *c* und *d* (*B*) concav, als das Parenchym so abgespalten wurde, dass ein sehr dünner Streif des Holzkörpers auf der Innenseite verblieb. Die nach medianer Halbirung der Parenchymlamelle (*B* bei *d* und *e*) eintretende Krümmung lehrt ausserdem durch die nach Aussen concave Beugung die positive Spannung des Parenchyms gegen die Epidermis kennen.



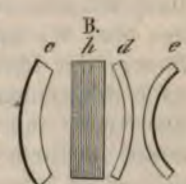


Fig. 2. Die Schnitte sind nach zuvorigem Einlegen in Wasser gezeichnet. (Vergrössert.)

Die gegenseitige Spannung vereinigter Gewebecomplexe ist, worauf zuerst Hofmeister hinwies, zunächst eine Folge eines ungleich ausgiebigen Längenwachsthums. Ferner können auch Verkürzungen durch Senkung oder gänzliche Vernichtung des Turgors mitwirken, und solche Verkürzungen werden erreicht, indem Elementarorgane absterben, was in den Gefässbündeln oft frühzeitig eintritt und späterhin sich nicht selten auch auf das früher sich am meisten verlängernde Mark erstreckt. Erwägt man, dass Verlangsamung oder gänzliches Erlöschen des Wachsthums in dem einen Gewebecomplex früher als in dem anderen sich einstellt, so ist es auch ohne weiteres verständlich, wie und warum ein zuvor positiv gespanntes Gewebe späterhin negativ gespannt sein kann, und umgekehrt.

Um eine höhere Spannungsintensität zu gestatten, dürfen aber die Gewebe nicht schon durch leichten Zug über die Elastizitätsgrenze gedehnt oder zu einem die Spannung ausgleichenden Wachsthum veranlasst werden. Solches trifft aber in den ziemlich plastischen jugendlichsten Geweben zu (vgl. II, § 5), und dieserhalb ist eine merkliche Gewebespannung in diesen nicht vorhanden. Negativ gespannt wird weiterhin die nachweislich in höherem Grade elastische Oberhaut und im Verlauf der Entwicklung die Fibrovasalstränge, deren verholzten Elementen ja nachweislich eine sehr hohe und vollkommene Elastizität zukommt, die endlich es den in der Pflanze wirksamen Dehnkräften unmöglich macht, eine weitere Verlängerung des Internodiums zu erzielen (II, § 3). Wenn jetzt noch die aktiven Wachsthums- und Verlängerungsbestrebungen der positiv gespannten Gewebe in gleichem Maasse fortdauern, so muss nunmehr offenbar die höchste Spannungsintensität erreicht werden, da zuvor eine ge-

1) Näheres vgl. u. a. Millardet, Nouv. rech. s. l. périodicité d. l. tension 1869, p. 13; Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 18, u. Period. Beweg. 1875, p. 3.

weise Verlängerung der gedehnten Gewebe die Erreichung des Spannungsmaximums verhinderte.

Obige Voraussetzungen treffen aber nicht mehr zu, wenn in den positiv gespannten Geweben gleichzeitig die Expansionskraft abnimmt. Von den verschiedenen Ursachen, durch welche solches erzielt werden kann, sei hier nur hingewiesen auf die Senkung des Turgors und auf die verminderte Dehnbarkeit der Zellwandungen. Mag letztere durch einfache Verdickung oder durch veränderte Qualität der Zellhaut zu Stande kommen, jedenfalls wird zu gleicher Dehnung eine grössere mechanische Arbeit erforderlich, und dieselbe Turgorkraft kann nicht mehr dieselbe Verlängerung der isolirten Gewebe wie zuvor erzielen, auch nicht eine gleich grosse Last wie zuvor fortschieben, wenn das positiv gespannte Gewebe gegen dieselbe gestemmt wird.

In der Gesammtheit der eben geltend gemachten Factoren, also auch in der ungleichen Wachsthumsfähigkeit der vereinigten Gewebe, ferner in dem Umstand, dass eine erzielte Dehnung durch Wachsthum mehr oder weniger ausgeglichen wird, sind wohl die hauptsächlichsten, für den Gang der Spannungsintensität maassgebenden Ursachen gegeben. Schon die Combination dieser Hauptfactoren gestattet aber Resultanten verschiedenster Art, welche sich aus den über Wachsthum der einzelnen Gewebe, über physikalische Eigenschaften dieser, der Zellwandungen u. s. w. bekannten Thatsachen nicht für einzelne Fälle mit genügender Sicherheit voraussagen lassen. Empirische Erfahrungen über den Gang der Spannungsintensität fehlen aber ganz, denn diese wird durch die allein beachteten Verlängerungen und Verkürzungen nicht bestimmt, und es ist keineswegs gesagt, dass die Spannungsintensität in älteren Internodien verringert ist, in denen Epidermis, Mark und Holzkörper geringere Längendifferenzen geben. Eine Verkürzung kann in dem Holzkörper in jedem Falle nur gering sein, da die verholzten Elemente nur eine geringe Dehnung erfahren, wenn sie bis zur Zerreissung gespannt werden. Insofern die Dehnbarkeit der Gewebe abnimmt, muss überhaupt Verkürzung oder Verlängerung der isolirten Schichten geringer ausfallen, und zwar auch dann, wenn zugleich die Spannungsintensität erheblich zunimmt. Erlaubt es die physikalische Beschaffenheit der Gewebe, so können übrigens auch in ausgewachsenen Pflanzentheilen die isolirten Schichten sehr ansehnliche Dimensionsänderungen erfahren, so z. B. in den schon erwähnten Bewegungsgelenken und in den Staubfäden der Cynareen, in denen die negativ gespannten Theile, Gefässbündel und Epidermis, eine ansehnliche elastische Dehnbarkeit besitzen[1].

So lange eine Ausgleichung der Spannungen durch Wachsen möglich, wird diese Spannung cet. paribus bei langsamem Längenwachsthum im Allgemeinen geringer sein als bei rascher Verlängerung. Vielleicht ist hierin auch begründet, dass, wie G. Kraus[2] fand, die Zweigspitzen von Bäumen im Winter keine Längsspannung zeigten, und dass die langsam wachsenden unterirdischen dicken Ausläufer von Yucca und Dracaenaarten u. s. w. nach Sachs[3] keine merkliche Gewebespannung erkennen lassen. Die allzugrosse Folgsamkeit der Gewebeschichten ist aber offenbar die Ursache, dass, wie in dem Urmeristeme, auch in jugendlichen Wurzeltheilen nur eine geringe Gewebespannung

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 100.
2) Bot. Ztg. 1867, p. 118.
3) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 770.

trotz schnellen Längenwachsthums auftritt, desgleichen in den ausgewachsenen, aber zu geotropischen Beugungen und also zu Wachsthum befähigten Grasknoten[1]) die Gewebespannung nur schwach ist und die Längendifferenzen der isolirten Schichten in etiolirten Internodien kleiner ausfällt, als in den am Licht gewachsenen Pflanzen, deren negativ gespannte Gewebe aber auch im höheren Grade elastisch (also weniger dehnbar) werden. Da aber die Gewebespannung nicht von der Schnelligkeit des Wachsens allein und dieses nicht allein von jener abhängig ist, wird gewiss nicht immer die Zone des schnellsten Längenwachsthums die maximale Längsspannung bieten. Dass wenigstens die grösste Längendifferenz der isolirten Rinden- und Markgewebe nicht mit dem ausgiebigsten Wachsthum zusammenfallen muss, geht aus den Beobachtungen von G. Kraus[2]) hervor.

Die nöthigen Bedingungen für Spannungen sind auch in anderen als Stengeltheilen insbesondere in Wachsthumsverhältnissen, sowie in Ausbildung von Gewebecomplexen differenter physikalischer Eigenschaften gegeben, dabei aber keineswegs von einer Gewebedifferenzirung unbedingt abhängig. Denn trotz solcher ist in Grasknoten die Spannung sehr gering, während das morphologisch gleichartige Hyphengewebe in den Stielen grosser Hutpilze die peripherischen Theile negativ gespannt zeigt.

Eine gesonderte Besprechung bedarf noch die Wurzel, welche an den noch in die Länge wachsenden Zonen, trotz der vorhandenen Gewebesonderung, eine nur geringe Längsspannung zeigt. Dem entsprechend kommen nur geringe oder gar keine Krümmungen zu Wege, wenn man die fraglichen Wurzeltheile durch einen oder durch zwei gekreuzte Längsschnitte spaltet oder isolirte Lamellen untersucht. Eine gewisse negative Spannung des axilen, noch sehr wachsthumsfähigen Gefässbündelcylinders ist indess anzunehmen, da eine nach diesem concave Beugung allmählich erfolgt, wenn eine längsgespaltene Wurzel unter geeigneten Bedingungen gehalten wird[3]).

Die Längsspannung in älteren Wurzeltheilen verhält sich gerade entgegengesetzt wie die der Stengel, indem in jenen beim Isoliren sich am meisten die jüngsten cambialen Gewebe verkürzen und die äusserste Rinde sowie der centrale Holztheil sich am ansehnlichsten verlängern[4]). Die Ursache liegt hierdarin, dass die noch wachsthumsfähigen Zellen bestrebt sind, in radialer Richtung zu wachsen, und wie früher erwähnt (II, § 3), ist die Dehnbarkeit der mit der Längsachse der Wurzel parallelen Richtung in dem Maasse geringer als die Dehnbarkeit der radial stehenden Wandungen, dass mit zunehmendem Turgor die Zellen niedriger, aber transversal verbreitert werden. Die jugendlichen Wurzelgewebe verlängern sich aber in der Richtung des besonders angestrebten Wachsens und stimmen darin mit den bezüglichen Stengelgeweben überein, die namentlich Längenwachsthum ausführen.

Als Belege für die Dimensionsänderungen in axiler Richtung seien folgende Beispiele nach den Beobachtungen von G. Kraus[5]) mitgetheilt. Die Messung geschah sogleich nach

1) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 207; Lehrbuch, III. Aufl., 1873, p. 708. De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 473.
2) Bot. Ztg. 1867, Anhang, Tabelle III, p. 7.
3) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 435.
4) De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 41.
5) L. c., Tab. I. Statt der hier mitgetheilten absoluten Werthe sind die von Sachs (Lehr-

[illegible] einem zweistündigen Einlegen in Wasser. Die Länge des Internodiums ist = 100 gesetzt, die Verlängerungen sind als positive, die Verkürzungen als negative procentische Werthe ausgedrückt. Die absolute Länge der Internodien ist in mm angegeben.

	Nummer der Internodien	Länge der Internodien	Längenänderung der isolirten Gewebe in Proc. des ganzen Internodiums			
	Von oben gezählt	mm	Epidermis	Rinde	Holz	Mark
Nicotiana tabacum	III—IV	42,2	—2,9	....	—1,6	+3,5
	V—VI	32,6	—2,9	—1,2	—0,8	+2,7
	VII—IX	102,6	—2,7	—2,0	0,0	+3,4
	X—XII	132,3	—1,6	—0,5	0,0	+3,4
	XIII—XV	95,2	—1,85	1,0	—0,5?	+4,0
			E — R		H	M
Sambucus nigra	I	72,5	—3,0		0,0	0,0
	II	57,8	—1,5		—0,0	+6,4
	III	132,0	—1,6		....	+6,5
	IV	150,5	—1,6		+0,3?	+6,1
	V	173,7	—0,2		—0,2?	+0,7
	VI	165,6	—0,5		—0,5	+0,1
			E	R — H		M
Helianthus tuberosus	I—IV	35,4	—4,2	—1,7		+6,8
	V—VI	70,8	—1,7	0,0		+6,6
	VI—VII	103,5	—0,9	—0,4		+4,4
	VIII	94,3	—0,5	0,0		+2,2
	IX—XI	98,0	0,0	—0,9?		+2,0

Werden mediane Längslamellen aus einem Internodium geschnitten und der Länge nach halbirt, so erfolgen die p. 38 erwähnten, nach der Epidermis concaven Krümmungen. Wie nach den oben mitgetheilten Resultaten zu erwarten, und wie auch direkte Messungen von Sachs zeigen, wird hierbei die Epidermis verkürzt, das Mark verlängert und zwar ist die Ausdehnung dieses, am äussersten Bogen gemessen, ansehnlicher, als die Verkürzung der Epidermis. Die Messungen geschahen sogleich nach der Spaltung durch Anlegen einer auf Cartonstreifen gedruckten Millimetertheilung an die convexe, resp. concave Seite. So erhielt Sachs folgende Zahlenwerthe:

Name der Pflanze	Länge d. ganzen Internod.	Krümmungsradius der halbirten Lamelle	Verkürzung der concaven Seite	Verlängerung der convexen Markseite	Halbe Dicke d. Internod.
	mm	cm	Proc.	Proc.	mm
Sylphium perfoliatum					
Linke Hälfte	68,5	4	2,3	9,3	3
Rechte Hälfte	69,5	4	2,4	9,3	3
Sylphium perfoliatum Aelteres Internod.					
Linke Hälfte	190,0	3—4	2,5	9,5	3,5
Rechte Hälfte	190,0	3—4	2,6	10,5	4,5
Macleya cordata					
Hohl	134,5	3—6	0,74	7,0	3,3

buch IV. Aufl., p. 768 ausgerechneten Procentzahlen angeführt. Weitere Messungen bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 468. 1) Lehrbuch. IV. Aufl., p. 769.

In Folge der angestrebten Verlängerungen und Verkürzungen werden an einer Schnittfläche, soweit es eben der Gewebeverband erlaubt, die positiv gespannten Gewebe hervorgewölbt, die negativ gespannten eingezogen. Deshalb bildet auf einem durch ein gespanntes Internodium geführten scharfen Querschnitt das Mark einen hervorgewölbten Hügel, und bei einem Bewegungsgelenk von Mimosa, Phaseolus u. a. erhebt sich das parenchymatische Gewebe als Wulst um den centralen Holzkörper. An der Wurzel hingegen bildet das in der Längsrichtung negativ gespannte cambiale Gewebe (Fig. 3, *c*) eine Vertiefung, während Rinde (*r*) und Holzkörper (*h*) hervorgewölbt sind [1]).

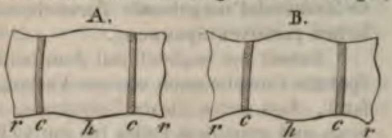


Fig. 3. Mediane Längslamelle aus der Hauptwurzel einer diesjährigen Pflanze von Dipsacus fullonum. *A* direkt nach dem Zerschneiden, *B* nach 15 Min. langem Aufenthalt in Wasser (nach de Vries).

Die im Dunklen erzogenen Pflanzen zeigen in den etiolirten Internodien immer eine geringere Gewebespannung, als die Lichtpflanzen. G. Kraus [2]) fand u. a. für das hypocotyle Glied von Phaseolus vulgaris zur Zeit des grössten Längenwachsthums als Längenunterschied zwischen isolirter Epidermis und Mark für die Lichtpflanze 5,8 Proc., für die Dunkelpflanze 3,0 Proc. In anderen Versuchen betrugen diese Werthe 6,4 Proc., resp. 3,4 Proc., ferner 2,7, resp. 0,6 Proc., und offenbar ist auch die Spannungsintensität geringer in den etiolirten Pflanzen. Die hauptsächliche Ursache dieses Verhaltens ist offenbar die geringere Ausbildung der Wandungen der Gefässbündelelemente, der Epidermis, des Collenchyms, überhaupt der negativ gespannten Gewebe. Indem diese auf ähnlichem Zustand verharren, wie in jugendlicheren Internodien, folgen sie dem Zuge der positiv gespannten Gewebe leichter, in denen übrigens augenscheinlich die Wandungen gleichfalls zarter bleiben und demgemäss durch gleiche Zugkraft ansehnlicher gedehnt werden. Damit erklärt sich im Wesentlichen auch die Ueberverlängerung der Internodien an den im Dunklen erzogenen Pflanzen (II, § 31).

Da das Mark, übrigens auch jedes andere positiv gespannte Gewebe, dehnend auf die negativ gespannten Gewebe wirkt, und die Grösse der Dehnung ein für das Flächenwachsthum der Zellhaut wesentlicher Factor ist, so wird im Allgemeinen dieserhalb das Wachsthum in negativ gespannten Complexen beschleunigt. Das Maass der Dehnung ergibt sich aber als Resultante aus den Wirkungen der Gewebespannung und des Turgors in den Zellen des negativ gespannten Gewebecomplexes, und somit ist auch der von positiv gespannten Gewebecomplexen ausgehende Zug, soweit es Dehnung betrifft, nicht die einzige Ursache des Wachsens. Allerdings wird gegebenen Falles die Turgordehnung allein nicht ausreichen, um Flächenwachsthum der Zellhaut einzuleiten, und für abgestorbene, aber noch wachsende Elementarorgane, wie für Gefässe, wird Dehnung allein durch Gewebespannung gewonnen. In Epidermen, ebenso in anderen unter hohe negative Spannung gerathenden Geweben, dürfte ohne den von anderen Geweben ausgeübten Zug wohl allgemein das Wachsthum schon früher stille stehen, als es im Gewebeverband zutrifft. Dafür spricht auch, dass G. Kraus [3]) die in Wasser gelegte abgezogene Epidermis tagelang auf gleicher Länge verharren sah, während das isolirte Mark sich bei gleicher Behandlung erheblich verlängerte. Wird aber mit Ausschluss des Lichtes die Verdickung und Cuticularisirung der Epidermis eingeschränkt, so kann diese offenbar öfters noch fortwachsen, nachdem Wachsthum und positive Spannung im Mark erlosch. Denn dieses wird angezeigt durch den in den Zellreihen der Epidermis und der Rinde in etiolirten Internodien zuletzt nicht selten auftretenden schraubigen Verlauf (Windungen) [4]). Hiernach streben also gegen Ende des Wachsthums die peripherischen Gewebe ein relativ ansehnlicheres Längenwachsthum an, das die Ursache der fraglichen Torsionen wurde. Offenbar ist auch die damit auftretende, mehr oder weniger prosenchymatische Form der Epidermiszellen eine Folge des be-

---

1) De Vries, l. c.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 240. Vgl. auch Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 295.

3) Bot. Ztg. 1867, p. 123. — G. Kraus schreibt unrichtig alle Wachsthumskraft dem Mark zu. — Hales (Statik 1748, p. 188) hat schon auf die Bedeutung des Marks für Wachsen hingewiesen.

4) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 17; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot., l. c., p. 250.

züglichen Längenwachsthums, resp. der Torsionen. Uebrigens dürften noch mehrfach Fälle aufzufinden sein, in denen das Längenwachsthum nach Erlöschen der positiven Markspannung fortdauert. Vielleicht trifft dieses in manchen frühzeitig hohl werdenden Stengeln zu, und in den Bewegungsgelenken von Papilionaceen u. s. w. bringt es das die resistenten Gefässbündel umgebende Parenchym, ohne einen vom Mark ausgehenden Zug, zu einer hohen positiven Spannung.

Ausser der zugleich mit dem Isoliren gewonnenen Längenzunahme erfahren positiv gespannte Gewebe noch weitere Verlängerung, wenn sie in Wasser gelegt werden. G. Kraus[1] fand, dass unter diesen Umständen sich Markcylinder einige Stunden, selbst einen Tag lang, in günstigen Fällen bis um 10 Proc. verlängerten. Solche Längenzunahme wird auch durch vermehrte Beugung von längsgespaltenen Internodien angezeigt, die z. B. in Wasser gelegte Streifen aus einem hohlen Blüthenschaft von Leontodon taraxacum ziemlich schnell zu spiraliger Einrollung bringt. Diese Längenzunahme wird in Bewegungsgelenken von Phaseolus u. s. w. wohl allein durch Dehnung innerhalb der Elasticitätsgrenze erreicht, während letztere im Mark wohl zumeist bei Fortdauer des Versuches überschritten und somit eine nicht rückgängig zu machende Verlängerung, d. h. Wachsthum erzielt wird.

In trockener Luft führt der Transpirationsverlust bald eine Verkürzung des Markes durch Aufheben der Turgordehnung, eventuell auch durch Collabiren der Zellen herbei. Wird indess die Transpiration, etwa durch Einschliessen in ein Glasrohr, gehemmt, so vermag sich ein isolirter Markcylinder noch Tage lang zu verlängern, selbst wenn er dabei ein wenig Wasser durch Verdampfung verliert. Als Sachs[2] aus einem 200,5 mm langen Sprosstheil von Senecio umbrosus ein Markprisma isolirte, verlängerte sich dieses sogleich um 5,7 Proc. Durch Tuschestriche wurde dasselbe dann in 3 Theile getheilt, von denen I das älteste, III das jüngste Stück umfasste; I war 100 mm, II = 100 mm, III = 69,9 mm lang. Nach einem 46stündigen Aufenthalt des Markprismas in einem beiderseits verkorkten Glasrohr hatten an Länge gewonnen I um 4,5 mm, II um 6,3 mm, III um 2,8 mm (4,0 Proc.), dabei hatte das Mark 0,65 gr Wasser verloren (ursprüngliches Gewicht des Markes 5,3 gr). Nach weiterem 26stündigen Aufenthalt im Glasrohr war I um 4,5 mm, II um 6,5 mm verlängert, III aber um 0,5 mm verkürzt, während das Gewicht des Markprismas constant geblieben war. Dieses nun in Wasser gelegt, nahm in 6 Stunden 4,0 gr auf und zeigte folgende Längenzunahmen: I um 10,8 Proc., II um 19,6 Proc., III um 29,6 Proc.

Da bei Aufenthalt in Luft die Oberfläche des Markprismas auffallend trocken wurde, entzogen offenbar innere Zellen den äusseren Wasser. Durch die Verlängerung jener kam eine negative Spannung der Peripherie zu Wege, welche die beim Längsspalten nach Aussen concave Beugung anzeigte. Auch vermögen ältere Theile dem jüngeren Mark Wasser zu entziehen, da letzteres sich ja endlich verkürzte, während das Gewicht des Ganzen constant blieb[3]. Ob ferner noch eine Formänderung der Zelle, d. h. eine Zunahme des Längs- und eine Abnahme des Querdurchmessers mitwirkte, hat Sachs nicht untersucht. Im Wesentlichen handelt es sich um einen ähnlichen Vorgang, wie ihn in Luft hängende Sprosse bieten, deren jüngere Theile fortwachsen, während ihnen die älteren welkenden Theile Wasser liefern (vgl. I, § 21 u. 65). In den wachsenden Zellen ist dabei durch die Volumzunahme und die damit verknüpfte Herabsetzung des Turgors eine Ursache für Anziehung von Wasser gegeben, das sich nach Maassgabe der relativen Anziehungskräfte im Gewebe vertheilt. Daraus ist auch leicht zu folgern, dass der Inhalt wachsender Zellen, um weniger wachsenden Zellen Wasser entziehen zu können, an osmotischer Leistungsfähigkeit (d. h. hinsichtlich der bei reichlicher Wasserzufuhr erreichbaren Druckkraft) nicht nothwendig bevorzugt sein muss.

An mikroskopischen Schnitten aus verlängerungsfähigem Mark werden die einzelnen Zellen gleichfalls länger und schmaler sein, als sie im Internodium bei positiver Spannung waren. Mit Abnahme dieser verlängern sich die Zellen weniger und erscheinen nun an mi-

---

1) Bot. Ztg. 1867, p. 123. Aehnliche Versuche bei N. J. C. Müller, Bot. Unters. 1872, Bd. I, p. 54.

2) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 775.

3) Dass Mark eines gewissen Alters in Wasser liegend sich am meisten verlängert, also Wasser am reichlichsten aufnimmt, geht aus Erfahrungen von G. Kraus hervor (Bot. Ztg. 1867, p. 123).

kroskopischen Schnitten länger und breiter, ohne indess im Internodium eine andere Gestalt als früher haben zu müssen. G. Kraus[1]), der diese Thatsachen constatirte, übersah, dass dieselben eine nothwendige Folge der abnehmenden und endlich erlöschenden Expansionsfähigkeit sind. Ausgeschlossen bleibt dabei nicht, dass mit erloschenem Längenwachsthum vielleicht in höherem Grade als früher ein Breitenwachsthum angestrebt wird, wie solches ja auch für die cambialen Zellen der nicht mehr in die Länge wachsenden Wurzeln zutrifft.

Intensität der Spannung. Dass diese sehr ansehnlich sein kann, geht aus den in § 11 (Bd. I) mitgetheilten Thatsachen hervor, nach welchen die Expansionskraft des Markes einer Helianthuspflanze $13^{1}/_{2}$ Atmosphären, des Parenchyms in den Bewegungsgelenken von Phaseolus mindestens 7 Atmosphären gleichkommt. Hohe Werthe ergibt auch die Bestimmung des Gewichtes, durch welche die beim Isoliren verkürzten Gewebe wieder auf die Länge des Internodiums gedehnt werden. Aus Versuchen Hofmeister's[2]) mit dem Holzkörper von Ricinus communis ergab sich, dass in einem jungen Internodium hierzu ein Zug von 9,3 gr, in einem schon älteren Internodium von 50 gr pro qmm nöthig war (10.3 gr = 1 Atmosphäre). Da nun die Fläche der Gewebe, nicht aber der wirksamen Zellhaut bestimmt wurde, so lässt sich aus den gewonnenen Zahlen nicht ersehen, in wie weit in Verdickung oder in veränderter Qualität der Wandungen die Ursache der höheren Elastizität begründet ist. Jedenfalls ist aber zur Dehnung des Holzkörpers in älteren Internodien eine höhere Gesammtarbeit um so mehr nöthig, als jener an Mächtigkeit zunimmt. Etwas anderes folgt auch nicht aus Versuchen von G. Kraus[3]) mit abgezogenen Epidermen, in denen übrigens die für die Flächeneinheit nöthige Zugkraft nicht bestimmt wurde.

Querspannung.

§ 8. Nach radialer Ausdehnung strebende Gewebe bringen in den umkleidenden Schichten eine tangentiale Dehnung zu Wege. Dieserhalb verkürzt sich die von einem Holzkörper abgelöste, negativ gespannte Rinde, und es bleibt nun ein klaffender Spalt, wenn der abgelöste Rindenring um den Holzkörper gelegt wird (Fig. 4 bei c). Dieser Spannungsverhältnisse halber entsteht ferner ein klaffender Spalt, wenn in ein Internodium oder in eine aus diesem entnommene Querscheibe ein bis in den Holzkörper oder bis in das Mark eindringender Längsschnitt geführt wird.

Fig. 4. An einem Internodiumstück aus einem dreijährigen Zweig von Salix caprea wurde die Rinde abgeschält und dann wieder um den Holzkörper gelegt.

Nach den Untersuchungen von G. Kraus (l. c., p. 113), die auf Beobachtungen an losgelösten Rindenringen gestützt sind, ist in jugendlichen Internodien die Rinde nicht merklich tangential gedehnt, dagegen stellt sich in ältern Internodien früher oder später, jedenfalls aber mit Beginn des Dickenwachsthums, Querspannung zwischen der Rinde und dem umschlossenen Gewebekörper ein. Diese Querspannung erreicht, nach der Verkürzung der Rinde beurtheilt, die übrigens kein Maass für die Spannungsintensität ist, in Internodien eines gewissen Alters ein Maximum, um weiterhin auf etwas geringere Werthe zu sinken. Dieses Spannungsmaximum fällt schon bei den nur einjährigen Stengeln von Dahlia, Helianthus u. a. (l. c., Tab. V, p. 14) in mehr oder weniger vom Boden entfernte Internodien, und zwar auch dann, wenn ein

1) Bot. Ztg. 1867, p. 112. 2) Pflanzenzelle 1867, p. 276; Flora 1862, p. 150.
3) Bot. Ztg. 1867, Tabellen p. 9. — Kraus hat irrigerweise die Dimensionsänderung isolirter Gewebe als Maass der Spannungsintensität angesprochen.

merkliches Einreissen der Rinde nicht stattfindet. Wo letzteres an Holzpflanz
eintritt, ist damit eine merkliche Senkung der Querspannung verknüpft, d
also mit der ersten sichtbaren Borkebildung ein Minimum aufweist, welch
demgemäss mit der Entwicklung der Pflanze am Stamme und an den Äst
aufwärts fortrückt.

Dieser Spannungsgang ist offenbar in erster Linie bedingt durch das Dicke
wachsthum, welches bekanntlich zum Einreissen der Rinde führt, indem d
abgestorbenen oder nur wachsthumsunfähig gewordenen Gewebe der Rin
der gewaltsamen Dehnung nicht mehr zu folgen vermögen. Begreiflicherwei
wird durch Einreissen der Rinde eine Senkung der Spannung erzielt, die übr
gens in den Continuität bewahrenden und neugebildeten Rindenschicht
sehr wohl wieder das frühere Maass erreichen oder gar überschreiten mag.
der Natur ist der factische Gang der Spannung von dem Dickenwachsthum nic
allein abhängig, da u. a. Variationen der Spannung durch den wechselnden Wa
sergehalt der Pflanzentheile und die durch Temperaturwechsel erzielten Dime
sionsänderungen hervorgerufen werden. Ferner bewirkt die winterliche Ruh
im Verein mit den klimatischen Einflüssen u. s. w., dass im Frühjahr zwisch
Holzkörper und Rinde eine geringere Spannung besteht, die gegen den Herbst h
allmählich an Intensität gewinnt, wie sich aus der später (II., § 36) zu bespr
chenden Bildung der Jahresringe ergibt. Die Existenz dieser deutet auf ein
analogen Spannungsgang in der Wurzel, und nach den Erfahrungen von
Kraus und de Vries[1]) ist die Spannung zwischen Rinde und Holzkörper in ält
ren Wurzeln und Stengeln gleichsinnig, und wie in jungen Internodien beste
auch in den jugendlichen Wurzeltheilen keine merkliche Querspannung. D
Ausbildung der Jahresringe zeigt einen im Herbst gesteigerten Druck auf Ca
bium und jugendliche Holzlagen an, während die einfachen Dimensionsänd
rungen über die Intensität der Spannung nichts aussagen, und wie in longitud
naler Richtung nimmt auch in radialer und tangentialer Richtung die Dehnba
keit der Wurzelgewebe mit zunehmender Ausbildung ab.

An *Querscheiben* aus Internodien, Wurzeln u. s. w. ändert sich übrige
die *Querspannung*, indem, soweit es der Gewebeverband erlaubt, die posit
gespannten Gewebe sich über die Schnittfläche hervorwölben, die negativ g
spannten sich in der Längsrichtung zusammenziehen (vgl. p. 33)[2]). Die hiern
angestrebte Abnahme, resp. Zunahme des Querdurchmessers wird je nach Ur
ständen die Spannung in transversaler Richtung verstärken oder verringer
kann eventuell sogar eine positive in eine negative Spannung überführen u
umgekehrt (vgl. p. 25). Diesem Umstand hat G. Kraus in seinen an Que
scheiben angestellten Versuchen keine Rechnung getragen, die übrigens d
Gang der Rindenspannung in etwas älteren Internodien wenigstens in d
Hauptzügen richtig wiedergeben dürften. Dagegen muss es fraglich bleiben,
nicht schon in jugendlichen Internodien eine Querspannung eintritt, indem d
positiv gespannte Mark einen radial nach Aussen gerichteten Druck ausüb
der erlischt, indem das an Querscheiben sich etwas verlängernde Mark i
Durchmesser abzunehmen bestrebt ist. Als nothwendig kann übrigens solch

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 44.
2) Vgl. auch Detlefsen, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 18.

Radialdruck seitens des Markes nicht aus den bekannten Thatsachen gefolgert werden, und die Erfahrungen von de Vries zeigen, dass in älteren Wurzeln das nach Dickenwachsthum strebende und in querer Richtung positiv gespannte Cambialgewebe in Richtung der Längsachse der Wurzel negativ gespannt ist (vgl. p. 31).

Der nach Erweiterung des Durchmessers strebende Cambialcylinder übt zugleich einen Zug auf den umschlossenen Holzkörper der Wurzel aus. Analog wird aber auch nicht selten das Mark in radialer Richtung gedehnt, indem durch entsprechendes Wachsthum des Holzkörpers der von diesem umschlossene Raum erweitert wird. Dass in der That hierbei das Mark negativ gespannt werden kann, zeigen schlagend die theilweise schon während des Längenwachsthums hohl werdenden Internodien von Leontodon taraxacum, Dahlia, Sylphium u. a., in denen das übrigens noch turgescente und in longitudinaler Richtung positiv gespannte Mark eben zerreisst, weil es nicht genügend schnell in die Dicke wächst. Auch das Hohlwerden der Stiele mancher Arten von Agaricus erklärt sich auf diese Weise, doch ist bis dahin noch unzureichend verfolgt, in wie weit Zerreissungen das noch wachsthumsfähige oder das bereits im Absterben begriffene Mark treffen[1]. Die bezügliche negative Spannung des Markes resp. des Holzkörpers älterer Wurzeln macht sich auch bemerklich, wenn eine Querscheibe der Wurzel oder der schon in Dickenzunahme begriffenen, aber noch einen soliden Markcylinder besitzenden Internodien durch einen axilen Schnitt halbirt wird. Indem in der Wurzel der cambiale Ring (Fig. 5, *c*) seinen Umfang erweitert und der Holzkörper (*h*) sich quer zusammenzieht, wird dieser an der Schnittfläche concav (Fig. 5). Aus gleichen Gründen gestaltet sich ähnlich das Mark, wenn der Versuch mit geeigneten Internodien angestellt wird[2].

A.



B.



Fig. 5. Durch einen Medianschnitt gespaltene Querscheiben einer diesjährigen Hauptwurzel von Dipsacus fullonum. *A* direkt nach dem Zerschneigen, *B* 15 Minuten nach dem Einlegen in Wasser, *h* Holz, *c* Cambialzone, *r* Rinde. (Nach de Vries.)

Aus dem Mitgetheilten geht zur Genüge hervor, dass das Verhältniss zwischen Längs- und Querspannung mit dem Entwicklungsgang, auch schon mit dem Wassergehalt der Pflanzentheile u. s. w. variabel ist. Eine solche zeitliche Aufeinanderfolge, dass erst mit Abnahme der Längsspannung die Querspannung beginnt, wie es G. Kraus[3] annimmt, hat keine allgemeine Gültigkeit. Das ungleiche Ausdehnungsstreben eines Gewebes in longitudinaler und tangentialer Richtung kann man mit Hofmeister[4] annähernd demonstriren, indem man die verschiedene Krümmung beachtet, welche ein aus einem hohlen Stengel oder Blatt entnommener und einseitig aufgeschnittener Querring im Vergleich zu einer Längslamelle desselben Objectes erfährt.

Von den zahlreichen Versuchen G. Kraus' führe ich hier nur die mit einem blühenden Exemplar von Helianthus tuberosus erhaltenen Resultate an (l. c., Tab. V, Nr. 12). An einer herausgeschnittenen Scheibe des Internodiums wurde in der durch Fig. 4 versinnlichten Weise die Rinde losgelöst und dann ohne gewaltsame Dehnung in ihre zuvorige Lage gebracht. Darauf wurde durch angelegte Papierstreifen der Umfang von einem Spaltrand

---

1) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 419, 548. Es sind hier auch Beispiele erwähnt, die auf eine Zusammenpressung des Markes in anderen Fällen hindeuten.

2) Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 773.

3) Bot. Ztg. 1867, p. 107 u. 115.

4) Pflanzenzelle 1867, p. 271.

bis zum anderen gemessen (Columne 2) und so durch Subtraction von dem zuvor gemessenen Umfang des unverletzten Internodiums (Col. 1) die Verkürzung der Rinde bestimmt. Die Col. 3 gibt die in Procentzahlen umgerechnete Verkürzung an. Die Zahlen I—XI sind von der Wurzel ab gezählt. Die eingeklammerten cm geben an, um wieviel an der Pflanze der zur Analyse benutzte Rindenring II von III, III von IV u. s. w. entfernt war. Nr. I befand sich 40 cm oberhalb der Wurzel. Nr. VII befand sich unmittelbar unter dem stärksten Ast der Pflanze.

	1 Vor Ablösung der Rinde mm	2 Nach Ablösung der Rinde mm	3 Procentzahlen
I (40 cm)	99,3	98,2	1,1
II (25 cm)	89,8	87,8	2,2
III (15 cm)	88,3	86,3	2,3
IV (20 cm)	84,0	82,0	2,4
V (20 cm)	85,0	82,5	3,0
VI (25 cm)	84,0	81,2	3,4
VII (30 cm)	79,0	76,7	3,0
VIII (20 cm)	75,0	73,6	1,9
IX (25 cm)	65,0	64,0	1,5
X (40 cm)	50,0	49,5	1,0
XI (20 cm)	42,0	41,7	0,7

Einen so regelmässigen Gang ergeben übrigens keineswegs alle Versuche. Verschiedene Ursachen, die Schwankungen der Gewebespannung herbeiführen, sind in § 10 und 11 (Bd. II) behandelt.

Die spezifisch ungleiche Zeit der Borkebildung, sowie die verschiedene Gestaltung dieser kann hier nicht behandelt werden. Der verschiedene Verlauf der Rissbildung ist von mannigfachen Ursachen abhängig, insbesondere von Cohäsionsverhältnissen, dem anatomischen Bau, sowie von der Gestaltung des Ganzen. Durch Zusammenwirken der maassgebenden Factoren zerreisst die Borke an den zu ellipsoidischen Formen heranwachsenden Stämmen von Testudinaria und Beaucarnea in mehr oder weniger regelmässige Polygone.

Schichtenspannung.

§ 9. In Zellhäuten, in denen cuticularisirte und nicht cuticularisirte Schichten vereinigt sind, fehlt Schichtenspannung wohl niemals, und zwar pflegen in imbibirten Wandungen die cuticularisirten Schichten negativ gespannt zu sein. Demgemäss biegen sich Zellhautstücke, die ihren Bestrebungen frei folgen können, concav nach der Cuticula, resp. gleichen in diesem Sinne einen Theil der bisherigen Krümmung aus. Es ist nicht schwer, durch einen der Oberfläche parallelen Schnitt aus Blättern und Stengeln der verschiedensten Pflanzen Epidermisfragmente zu gewinnen, an denen keine Zelle ungeöffnet blieb, und derartige Stückchen finden sich auch häufig an Epidermisstreifen, die von Blättern (Allium, Hyacinthus u. s. w.) abgezogen wurden. An solchen Fragmenten erfolgt sogleich eine nach Aussen concave Beugung, welche in Wasser bis zur spiraligen Einrollung fortschreiten kann. Ein merkliches Klaffen stellt sich auch an den durch einen Querschnitt gewonnenen und einseitig aufgeschlitzten Ringen der Internodien von Nitella her, ebenso bieten die aufgeschlitzten Zellen von Acetabularia, sowie Zellhautfragmente von Vaucheria entsprechende

Beugungen[1]. Weiter können u. a. Abschnitte aus der Wandung von Pollenkörnern und Sporen von einer Schichtenspannung Kenntniss geben.

Uebrigens ist die Existenz von Schichtenspannung nicht an Cuticularisirung gebunden. Vielleicht fehlt eine gewisse Schichtenspannung keiner Wandung, die einige Elastizität besitzt und Spannungsdifferenzen nicht allzuleicht durch Wachsthum ausgleicht. Auch muss ja schon die Turgordehnung, resp. deren Aufhebung, Spannungen in den miteinander verketteten Zellhautschichten hervorrufen. Es sind diese Spannungserscheinungen noch nicht ausgedehnter verfolgt, doch ist z. B. durch Nägeli bekannt, dass mit künstlich gesteigerter Quellung die äussern Schichten von Bastfasern eventuell bis zur Zersprengung gedehnt werden[2]. Schichtenspannung ist auch nicht auf Zellwandungen beschränkt, sondern bildet sich gleichfalls in anderen organisirten Körpern aus; so in Stärkekörnern, in denen sie, wenigstens beim Trocknen, durch entstehende Risse bemerklich wird[3].

Die Ausbildung der Schichtenspannung fällt unter wesentlich gleiche Gesichtspunkte wie die Gewebespannung und soll hier nicht näher behandelt werden. Die negative Spannung der Cuticula erklärt sich aus deren geringerer Imbibitions- und Wachsthumsfähigkeit. Letztere wird durch die Sprengungen bemerklich, welche die Cuticula an verschiedenen wachsenden Zellen erfährt[4]. Vermöge der höheren Imbibitionsfähigkeit verlieren die nicht cuticularisirten Schichten beim Trocknen oder beim Einlegen in Salzlösungen relativ am meisten Wasser und die zuvor erzielten Krümmungen werden damit mehr oder weniger verringert oder auch in entgegengesetzte Beugungen übergeführt. Die mit dem Wasserverlust modificirten Spannungen zeigen auch Torsionen an, welche manche Haare u. s. w. beim Trocknen erfahren und bei Imbibition wieder ausgleichen.

Wie durch jede Spannung, wird auch durch Schichtenspannung eine gewisse Biegungsfestigkeit erreicht. Doch hat die Schichtenspannung für Festigung der Gewebe jedenfalls nur geringe Bedeutung. Hofmeister's[5] Annahme, dass durch Schichtenspannung und die Spannung der Zellwandungen gegeneinander wesentlich Straffheit gewonnen werde, beruht auf einer irrigen Auffassung, deren Grundfehler namentlich in der Verkennung der Bedeutung des Turgors wurzelt. Ein näheres Eingehen auf Hofmeister's Auffassungen ist nach dem in Kap. II (Bd. II) Mitgetheilten unnöthig. Die Argumente, mit denen Hofmeister operirt, zeigen im Grunde genommen nur, dass die fraglichen, vom Turgor unabhängigen Spannungen existiren und die Zellwandungen für sich eine gewisse Biegungsfestigkeit besitzen. Dass diese durch Spannung gesteigert wird, ist in keinem Hofmeister'schen Versuche dargethan.

Beeinflussung der Gewebespannung durch die Aussenwelt.

§ 10. Alle die äusseren Eingriffe, welche Wachsthumsvorgänge beeinflussen, werden auch auf die Spannungszustände mehr oder weniger wirken können, und wie diese u. a. im Dunkeln anders als am Licht sich gestalten, ist bereits mitgetheilt. Es ist aber nicht die Absicht, hier weiter auf die mit dem Wachsthum erzielten Spannungsänderungen einzugehen, von denen hier nur solche berührt werden sollen, welche vermittelt werden durch von äusseren

---

1) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 82; Pflanzenzelle 1867, p. 267.

2) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1864, Bd. 2, p. 154.

3) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 39; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 430.

4) Beispiele bei Hofmeister, Pflanzenzelle p. 219.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. II, p. 256; Pflanzenzelle 1867, p. 267.

Agentien hervorgerufene Expansionsänderungen, aus denen freilich Wachsthum als Folge sich ergeben kann.

Ausser durch Wärmeausdehnung werden Dimensionsänderungen der Elementarorgane und der Gewebe durch alle die Umstände herbeigeführt, welche die Imbibition der Wandung und den Turgor der Zellen schwanken machen, und gewöhnlich wird damit auch die Spannungsintensität variiren. Turgor und Imbibition sind aber von dem Wasservorrath in der Pflanze abhängig und mit diesen veränderlich, ebenso können Schwankungen jener durch Wärme, Licht, mechanische Erschütterungen u. s. w. herbeigeführt werden. Von der Erschlaffung wachsender Pflanzentheile durch Erschütterung war schon früher (II, § 5) die Rede, und die Reizbewegungen von Mimosa, Staubfäden der Cynareen u. a. liefern Beispiele, wie schon ein leichter Stoss eine bedeutende Senkung des Zellturgors und der Gewebespannung herbeiführt. Da aber die mit oder ohne Wachsthum erzielten Bewegungsvorgänge späterhin behandelt werden (Cap. VI u. VII), so finden diese hier nur beiläufig Erwähnung, während im Allgemeinen auf die vermittelst Turgor oder Imbibition erzielten Spannungsschwankungen hingewiesen wird. Uebrigens berücksichtigen wir hier nur die in der Natur wirksamsten Ursachen, nämlich die Schwankungen des Wassergehaltes in der Pflanze und einige Erfolge, welche durch Licht und Temperatur erzielt werden.

Durch Wasserverlust werden in verschiedenen Geweben sehr ungleiche Dimensionsänderungen erzielt. Diese hängen in todten Geweben nur von der Imbibition ab, durch welche, wenn wir von den sehr quellungsfähigen Wandungen der Nostocaceen, von Laminaria u. s. w. absehen, nur mässige Verlängerungen und Verkürzungen zu Wege kommen. Mit dem Turgor wird die durch diesen erzielte Dehnung aufgehoben, welche, wie aus Früherem hervorgeht, sehr verschieden ist, übrigens sehr ansehnlich ausfallen kann, wenn die Wandungen, wie in den Staubfäden der Cynareen, einen grossen elastischen Spielraum gewähren. Durch diesen ist aber nicht allein die erzielte Verkürzung bestimmt, indem erschlaffte zartwandige Gewebe einem Druck wenig Widerstand leisten, und dem entsprechend leicht comprimirt werden. In solchen Geweben vermag Imbibition eine nennenswerthe Expansionskraft nicht zu erzeugen, da angestrebte Verlängerungen Ausbiegung und Faltung der Zellhäute herbeiführen. Sind diese aber kräftig genug, dann werden mit der Wasseraufnahme in trockene oder ungesättigte Zellwände gewaltige Dehnkräfte gewonnen, wie die mächtige Druck- oder Zugkraft lehrt, welche quellendes oder trocknendes Holz gegen Widerlagen oder angehängte Lasten ausübt.

Die Kraft, mit welcher das Imbibitionswasser angezogen wird, und die Micellen demgemäss auseinander gedrängt werden, ist der Intensität nach weit ansehnlicher, als die gleichfalls oft erhebliche osmotische Leistung. Da demgemäss durch diese das Wasser weniger fest gehalten ist, so wird der Turgor schon durch eine Wasser entziehende Wirkung, mag diese durch Verdampfung oder durch Salzlösung erzielt sein, aufgehoben, welche der Zellhaut nur einen sehr geringen Theil ihres Imbibitionswassers entreisst (vgl. I, § 4 u. 20). Die mit noch weitergehender Entziehung des Imbibitionswassers hinsichtlich der Spannungszustände erzielten Erfolge kommen wesentlich für Pflanzen und Pflanzentheile in Betracht, deren Turgor aufgehoben und deren Lebensthätigkeit deshalb ganz oder theilweise sistirt oder auch dauernd vernichtet ist.

Uebrigens bedarf es zur Herstellung des bezüglich der Wasservertheilung angestrebten Gleichgewichts einer gewissen und oft erheblichen Zeit, und deshalb können z. B. in der Rinde eines Baumes Zellwandungen relativ weit ausgetrocknet sein, während weiter nach Innen turgescente Zellen vorhanden sind.

Je nach der Qualität der Gewebe und deren Vereinigung, nach Grösse des Wasserverlustes und nach anderen maassgebenden Verhältnissen werden natürlich Spannungsschwankungen verschiedener Art und verschiedener Intensität erzielt. Im Näheren kann hierauf nicht eingegangen werden, und da schon an anderen Stellen verschiedene bezügliche Beispiele genannt sind, so genüge hier der Hinweis auf einige Fälle. Die Umkehrung der Spannung trifft, wenn dehnbare Gewebe vorliegen, mit Verlust des Turgors nicht selten zu. So wird hiermit die longitudinale Zugspannung des Markes häufig in Druckspannung verwandelt, und in den Staubfäden der Cynareen wird das zuvor positiv gespannte Parenchymgewebe mit Verlust, auch schon mit gewisser Aufhebung des Turgors, negativ gegen Gefässbündel und Cuticula gespannt (II, § 5). Dass Umsetzungen dieser Art auch durch Imbibitionswechsel erzeugt werden, geht aus den gelegentlich der Schichtenspannung mitgetheilten Thatsachen hervor. Dass eventuell die Expansionsänderungen in Richtung verschiedener Achsen einen ungleichen Werth haben, ist u. a. für die cambialen Zellen älterer Wurzeltheile bekannt, die im isolirten Zustand mit steigendem Turgor kürzer, aber breiter werden und entsprechende Ausdehnung im Gewebeverband anstreben (II, § 8). Ferner ist z. B. die durch Imbibition vermittelte Ausdehnung trocknen Holzes bei Wasserzufuhr in den unten mitgetheilten Beispielen 11- bis 26mal grösser, als in longitudinaler Richtung.

Vermöge der durch Trocknen erzielten Spannungen entstehen in todten Baumstämmen Längsrisse, welche sich mit Wasserzufuhr ganz oder theilweise schliessen. Diese Zerreissungen und die verursachenden Spannungen sollen hier übrigens weder hinsichtlich der Baumstämme [1], noch für die Stärkekörner (vgl. II, § 9) besprochen werden. Dass Wasserzufuhr durch Steigerung des Turgors oder der Imbibition (resp. beider) zu Beugungen und Drehungen führen kann, ist mehrfach erwähnt. Derartige Bewegungen kommen an todten Gewebecomplexen vielfach mit Verlust des Imbibitionswassers zu Stande. Es sei hier nur erinnert an die mit dem Trocknen erfolgende Beugung von Holzstücken, an das Oeffnen des Hüllkelchs von Helichrysum, an die Drehungen der Grannen an den Spelzen von Stipa und an den Fruchtklappen von Erodium, Bewegungen, die jederzeit durch Wasser wieder rückgängig gemacht werden können.

Weil das Imbibitionswasser verhältnissmässig fest gebunden ist, kommen die durch Verlust von Imbibitionswasser erzielten Verkürzungen von Zellhäuten und Zellhautschichten und die hiervon abhängigen Bewegungen wesentlich erst nach Aufhebung des Turgors zu Stande, wenigstens da, wo ein Gleichgewichtszustand in der Wasservertheilung leicht erreicht wird. Dem entsprechend bewirkt auch eine Salzlösung, welche den Turgor aufhebt, an den mit Wasser völlig imbibirten oben genannten Objecten (Grannen von Stipa, Erodium u. s. w.) zwar merkliche, doch relativ geringe Bewegungen [2]. An lebenden Baumstämmen sind übrigens die wohl wesentlich von Imbibitionsänderung abhängigen Verän-

---

1) Näheres bei Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer, 1860.

2) Vgl. auch Hofmeister, Zelle 1867, p. 268; de Vries, Mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 74 u. 84.

derungen des Durchmessers ansehnlich genug, um bei vermehrter Wasserzufuhr eine merkliche Umfangszunahme des Stammes hervorzurufen. Eine solche constatirten Hales[1] und Duhamel[2] nach einem Regen, indem sie die Umfangszunahme mit Hülfe eines um den Baum gelegten Metalldrahtes controlirten. Da das Holz in transpirirenden Pflanzen ungesättigt ist (vgl. I, Kap. IV), so vermag es natürlich noch Wasser aufzunehmen, und in der Rinde werden gelegentlich die todten Massen sehr weit austrocknen. Durch entsprechende Ausdehnungen kann natürlich auch die Querspannung gesteigert werden, doch wird diese nicht allein durch Imbibitionsänderungen, sondern auch durch Wachsthumsvorgänge erzeugt, und würde sich selbst bei constantem Imbibitionszustand der Wandungen ausbilden.

Nachstehend ist nach Villari[3] für einige Holzarten angegeben, um wie viel die Längeneinheit sich verlängert, wenn trockenes Holz in den imbibirten Zustand übergeführt wird. Die Columne 3 gibt weiter das Verhältniss zwischen den Ausdehnungscoefficienten in radialer Richtung des Querschnitts und longitudinaler Richtung an. Gleichzeitig sind die von demselben Forscher für trockenes Holz gefundenen Ausdehnungscoefficienten für Erwärmung mitgetheilt. Die Bestimmungen wurden zwischen 2 und 34° C. ausgeführt. Mit höherer Temperatur stellt sich eine andere Verlängerung heraus und über 90° C. werden die Coefficienten sogar negativ.

	Ausdehnungscoefficient für Imbibition		a : b	Ausdehnungscoefficient für 1° C.		c : d
	a in radialer Richtung	b in Längsrichtung		c in radialer Richtung	d in Längsrichtung	
Buchsbaum				0,0000614	0,00000257	25 : 1
Mahagoni	0,0453	0,00397	11 : 1	0,0000404	0,00000361	12 : 1
Ulme	0,0620	0,00292	20 : 1	0,0000443	0,00000565	11 : 1
Pappel	0,0459	0,00251	18 : 1	0,0000365	0,00000385	9 : 1
Ahorn	0,0831	0,00320	26 : 1	0,0000484	0,00000638	8 : 1
Tanne	0,0697	0,00386	18 : 1	0,0000584	0,00000371	16 : 1

Temperatur. Nach der Verlängerung oder Verkürzung der isolirten Gewebe abgeschätzt, verändert sich nach G. Kraus[4] die Gewebespannung in Internodien nur wenig zwischen 14—38° C., während bei Erniedrigung der Temperatur unter 7—8° C. eine erhebliche Abnahme eintritt. Auch in den nicht wachsenden Bewegungsgelenken von Phaseolus u. a. variirt die Intensität der Spannung bei mittleren Temperaturgraden nur wenig, doch zeigen die Bewegungen der Blättchen von Oxalis acetosella an, dass in den antagonistischen Hälften der Gelenke sich mit der Temperatur ein anderes Verhältniss der Spannungsintensität herstellt (vgl. II, § 59). Uebrigens wird das mit der Temperatur veränderliche Wachsthum die Spannung in etwas beeinflussen. Demgemäss kommt da, wo das Wachsthum durch den Act des Temperaturwechsels modificirt wird, auch dieser in Betracht (vgl. II, § 59).

Sinkt die Temperatur unter den Gefrierpunkt, so werden, wie durch Göppert[5], Hofmeister[6] und Moll[7] bekannt ist, die Blätter vieler Pflanzen schlaff

1) Statik d. Gewächse 1748, p. 74.
2) De l'exploitation des bois 1764, Bd. I, p. 331.
3) Annal. d. Physik u. Chem. 1868, Bd. 133, p. 412 u. 417. Weitere Literatur bei Nördlinger, l. c. Neuere Versuche von A. Frey, Experiment. Gewichts- und Volumänderungen am Holze jurassischer Waldbäume 1877.
4) Bot. Ztg. 1867, p. 124. 5) Wärmeentwicklung 1830, p. 12. 6) Zelle 1867, p. 279.
7) Influence d. l. gelée s. l. plantes toujours vertes 1880, p. 9. Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 9.

und nehmen Aussehen und Stellung etwas gewelkter Blätter an. Fehlte an lederartigen Blättern von Ilex u. a. äusserlich ein Symptom des Welkens, so konnte Moll doch constatiren, dass auch diese beim Gefrieren sich etwas senken und beim Aufthauen sich wieder erheben. Gleicherweise erfahren auch die Aeste der verschiedensten Bäume eine Senkung, die bei starkem Frostwetter Geleznow[1]) so weit gehend fand, dass Astspitzen den Boden berührten, welche von diesem zuvor um Manneshöhe abstanden.

Die Ursache der Senkung bei Kälte liegt offenbar in einer Erschlaffung, da nach den Beobachtungen Moll's immer eine Hebung der Blätter beim Aufthauen eintrat, auch wenn diese in umgekehrter Stellung dem Frost ausgesetzt worden waren. Thatsächlich wird mit Eisbildung in der Pflanze den Zellen Wasser entzogen (II, Kap. X), doch kann hierin nicht die einzige Ursache liegen, da schon bei dem Nullpunkt genäherten Temperaturen die Gewebespannung erheblich sinkt.

Die durch Frost erzeugten Spannungen in Baumstämmen, welche bekanntlich bis zum Zerreissen gehen können, werden theilweise durch die von der Temperatur abhängige Zusammenziehung und vielleicht wesentlich mit durch Austrocknen erzielt, welches zu Stande kommt, indem die Bildung von Eis ausserhalb der Wandungen auf diese wasserentziehend wirkt (II, Kap. X). Von der Combination dieser Wirkungen dürfte demgemäss auch die geringe Abnahme des Umfanges abhängen, welche Duhamel[2]) an Bäumen mit der Frostwirkung eintreten sah.

Licht. Allgemein scheint Entziehung des Lichtes eine gewisse Steigerung, und umgekehrt Beleuchtung zuvor dunkel gehaltener Pflanzen eine Senkung der Gewebespannung hervorzurufen. Nach den Dimensionsänderungen beurtheilt, fand G. Kraus[3]) 1 bis 2 Stunden nach einer Tags vorgenommenen Verdunklung Längs- und Querspannung auf der Höhe angelangt, welche in denselben Pflanzen während der Nacht ausgebildet wird. Gleiches wurde von mir für die nicht wachsenden Gelenke von Phaseolus u. a. constatirt, in welchen dann im Dunklen ebenfalls die Spannungsintensität auf wesentlich gleicher Höhe verharrt, obgleich die Relation in den antagonistischen Gelenkhälften aus inneren Ursachen bis zu einem gewissen Grade variirt, wie aus den im Dunklen fortgesetzten autonomen und Nachwirkungsbewegungen hervorgeht (vgl. II, § 57). Die Beobachtungen von Kraus gelten natürlich nur für wachsende Pflanzen, die nach zuvoriger Beleuchtung ins Dunkle kommen, denn bei Lichtentziehung cultivirt fällt, wie früher erwähnt, in den etiolirten Pflanzen die Gewebespannung geringer aus.

Periodicität der Gewebespannung.

§ 11. Der thatsächliche Verlauf der Spannungsverhältnisse ist, wie der Verlauf des Wachsens und anderer Vorgänge, abhängig von dem in der Pflanze

1) Rech. s. l. quant. et l. répartit. d. l'eau d. l. tige d. plant. ligneuses. Mélang. biolog. t. d. Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1872, Bd. 9, p. 667. Aeltere Literatur ist hier citirt. Vgl. auch Bot. Ztg. 1867, p. 383.

2) De l'exploitation d. bois 1764, Bd. I, p. 324, 333. 3) L. c., p. 125.

angestrebten Entwicklungsgang und den durch äussere Factoren erzielten Effekten, von denen namentlich auch die im vorigen Paragraphen behandelten unter normalen Vegetationsbedingungen mehr oder weniger ins Gewicht fallen. Deshalb kann in der Natur die den Spannungsgang darstellende Curve nicht gleichmässig steigen und fallen, muss vielmehr mannigfache Maxima und Minima zeigen, unter denen indess eine tägliche Periode und bei ausdauernden Gewächsen eine jährliche Periode sich hervorhebt.

Die tägliche Periode der Gewebespannung in wachsenden Internodien stimmt nach den Untersuchungen von G. Kraus[1]) im Wesentlichen überein mit dem täglichen Spannungsgang in nicht wachsenden Gelenken von Mimosa, Phaseolus u. a., welcher später (§ 57) näher besprochen wird. Der Regel nach erreichen Längs- und Querspannung gegen Sonnenaufgang ein Maximum, nehmen dann ab, um von dem in die Mittags- oder Nachmittagsstunden fallenden Minimum wieder bis gegen den nächsten Morgen zu steigen. Beziehen sich diese Schlussfolgerungen auch auf die gemessenen Dimensionsänderungen, so dürfte doch damit auch der Verlauf der Spannungsintensität angezeigt sein, da diese nachweislich einen correspondirenden Gang in den nicht wachsenden Bewegungsgelenken einhält.

Da schon der Beleuchtungswechsel die fragliche Tagesperiode erzielen kann, so tritt diese am regelmässigsten hervor, wenn alle übrigen Factoren constant gehalten werden. Andernfalls, und so immer in der Natur, erzeugen Temperaturwechsel und Variationen des Wassergehaltes in der Pflanze gewisse Schwankungen, welche, wenn sie ausgiebig genug sind, die vom Beleuchtungswechsel abhängige Tagesperiode unregelmässig machen oder gar umkehren müssen.

Eine Lichtentziehung führt zwar jederzeit, wie im vorigen Paragraphen mitgetheilt wurde, eine Steigerung der Spannung in Internodien und in Bewegungsgelenken herbei, doch ist der Spannungsgang in diesen nicht die Folge einer einmaligen Verdunklung. Nach meinen Untersuchungen (Näheres II, § 58) entsteht vielmehr die Tagesperiode in den Gelenken durch Accumulation, indem die sich täglich wiederholenden Wirkungen die volle Amplitude der Bewegungen in ähnlicher Weise erzielen, wie gleichsinnig gerichtete Stösse durch Wiederholung den Ausschlag eines Pendels mehr und mehr steigern. Wie dann bei diesem nach Aufhören der wirkenden Ursache die Schwingungen noch einige Zeit fortdauern, setzen sich dieselben auch im Dunklen oder in constanter Beleuchtung in den Blättern fort. Freilich schwankt bei solcher Fortdauer im Dunklen, wie die Constanz der Biegungsfestigkeit in den Gelenken lehrt, die Gesammtspannung nicht, sondern nur die Relation in den antagonistischen Gewebecomplexen ändert sich, indem die eine Gelenkhälfte an Expansionskraft verliert, wenn diese in der anderen steigt, und umgekehrt.

Analoge Nachwirkungen der Tagesperiode zeigt übrigens gleichfalls das Wachsthum von Internodien, Blattstielen u. s. w., und so dürften auch entsprechende Spannungsschwankungen in den Internodien der im Dunklen gehaltenen Pflanzen sich fortsetzen. Der Nachweis solcher Nachwirkungen ist freilich noch nicht geführt. Die kleineren Oscillationen, welche Kraus während der Nacht

1) Bot. Ztg. 1867, p. 122 für Längsspannung u. ebenda 1871, p. 371 für Querspannung.

beobachtete, sind Amplituden von nur kurzer Zeitdauer, und dieserhalb schon keine Nachwirkungen der Tagesperiode. Vielleicht entsprechen diese kleineren Oscillationen den autonomen Bewegungen und Spannungsschwankungen in den Gelenken (II, § 43). Diese dauern freilich am Tageslicht fort, während G. Kraus die fraglichen Schwankungen in den beleuchteten Internodien vermisste, doch kann Gewicht auf dieses negative Resultat nicht gelegt werden, welches sehr wohl durch verschiedene, hier nicht näher zu beleuchtende Umstände herbeigeführt werden mag.

Sind hinsichtlich des Zustandekommens der täglichen Periode des Spannungsganges in wachsenden Internodien nicht alle Fragen erledigt, so existirt doch eine erbliche, vom Wechsel äusserer Verhältnisse unabhängige Tagesperiode offenbar nicht. Die Experimente von G. Kraus haben übrigens zumeist nicht entschieden, welchen Antheil Licht oder andere Factoren am Gange der Spannung haben, doch wurde festgestellt, dass nach Entfernung der Blätter, also nach jedenfalls erheblich verminderter Transpiration, die Tagesperiode in üblicher Weise sich in Internodien abspielte.

Täglich ändert sich auch der Durchmesser der Baumstämme, und zwar fallen Maximum und Minimum mit den bezüglichen Schwankungen der Spannungen zeitlich zusammen. Im Näheren wurde diese tägliche Periodicität des Stammdurchmessers von P. Kaiser[1]) untersucht, der namentlich mit dicotylen Bäumen, aber auch mit Dracaena draco, Pinus strobus operirte. Die Variationen des Durchmessers sind übrigens gering und blieben bei einem Stammdurchmesser von 40—50 mm meist hinter $1/2$ mm zurück. Nach G. Kraus[2]) rührt diese Dickenzunahme nur von radialer Schwellung der Rinde her, die dabei während der Nacht wasserreicher wird, während der Holzkörper gleichen Durchmesser bewahrt. Diese täglichen Schwankungen in der Rinde sind also die Ursache für den täglichen Wechsel der Querspannung in den Bäumen. Die Rinde wird das nöthige Wasser aus dem Holzkörper beziehen, doch scheint von Kraus nicht entschieden zu sein, ob die vermehrte Wasseraufnahme eine Folge verminderter Transpiration ist, oder ob im Dunklen die Wasser anziehende Kraft in der Pflanze gesteigert wird.

In methodischer Hinsicht sei hier noch mitgetheilt, dass Millardet[3]) auf Schwankungen der Gewebespannung in wachsenden Internodien von Mimosa pudica schloss, indem er den Stamm horizontal stellte und den Gang der geotropischen Erhebung verfolgte, deren Verlangsamung eine Senkung der Gewebespannung anzeigen sollte. Die so erhaltenen Resultate stimmen freilich mit anderweitigen Erfahrungen über den täglichen Verlauf der Gewebespannung, doch lassen sich gegen die von Millardet angewandte Methode so viele Bedenken geltend machen, dass dieselbe jedenfalls nicht ohne Weiteres zum Nachweis des Spannungsganges verwandt werden kann. Auch für die Bewegungsgelenke der Blattstiele von Mimosa pudica schloss Millardet irrigerweise auf den Verlauf der Spannung aus der Stellung der Blattstiele, obgleich nachweislich auch ohne Aenderung der Gesammtspannung im Dunklen die tägliche Periode zunächst fortgeführt wird[4]).

Von einer jährlichen Periodicität der Querspannung, durch welche die Jahresringbildung bewirkt wird, war bereits p. 36 die Rede. Das Herabgehen der Spannungsintensität im Winter erklärt sich aus den während dieser Ruhezeit erzielten Spannungsausgleichungen. Diese werden namentlich bewirkt durch Risse in der Rinde, welche natürlich die Spannung herabdrücken, indem sie die Continuität des Rindencylinders unterbrechen. Das Auftreten und die Erweiterung von Rissen ist namentlich an kalten Wintertagen zu verfolgen, und in § 10 (Bd. II) wurden auch die allgemeinen Gründe besprochen, welche bei Erniedrigung der Temperatur Spannungen herbeiführen. Ausserdem mag wohl

---

1) Bot. Ztg. 1880, p. 343. 2) Ebenda 1877, p. 596.
3) Nouvell. recherch. d. l. périodicité d. l. tension 1869, p. 21 u. 26.
4) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 169.

noch der im Winter gesteigerte Wassergehalt der Bäume (I, p. 136) mitwirken. Führt dieser, was wahrscheinlich, zur Steigerung der Querspannung und weiterhin zu gewisser Ausgleichung dieser, so wird natürlich umgekehrt im Frühjahr die Spannung vermindert, wenn mit beginnender Transpiration Holz und Rinde wieder wasserärmer werden.

Kapitel IV.

Wachsthumsmechanik im Allgemeinen.

§ 12. Ihre Gestaltung und Ausbildung erreichen die Pflanzen, sowie die constituirenden Elementarorgane vermöge des Wachsens, welches demgemäss eine allgemeine Eigenschaft lebendiger Organismen ist. Wie das Leben, hat natürlich auch das Wachsen eine zeitlich begrenzte Dauer, doch folgt der Einstellung des Wachsens der Tod nicht auf dem Fusse, da ihre Form nicht mehr ändernde Glieder häufig noch längere oder kürzere Zeit lebendig und lebensthätig bleiben, und somit sehr gewöhnlich wachsende und nicht wachsende Theile an einer Pflanze vereint sind.

Mit dem Ganzen wachsen natürlich auch die aufbauenden Elementarorgane, in welchen aber das Wachsthum noch nicht stille stehen muss, wenn die äussere Form des Pflanzentheils sich nicht mehr ändert. Denn Verdickung der Zellwandungen ist ja Wachsthum der constituirenden Theile der Elementarorgane, und innerhalb dieser werden u. a. Stärkekörner oder Krystalloide neugebildet und durch Wachsthum fortgebildet. Fassen wir, wie nothwendig, auch das innerhalb der Elementarorgane ohne Aenderung der äusseren Umrisse sich abspielende Wachsthum ins Auge, so gibt es wohl keinen lebensthätigen Pflanzentheil, in dem alles Wachsen erlosch, wenn wir hierunter alle nicht rückgängig zu machenden Aenderungen der Form des Ganzen oder einzelner Theile verstehen.

Nicht selten ist es übrigens fraglich und von der Interpretation obiger Definition abhängig, ob ein Vorgang als Wachsthum aufgefasst werden soll. Zwar fallen vorübergehende elastische Dehnungen der Wandungen, welche in den Reizbewegungen der Staubfäden der Cynareen, der Gelenke von Mimosa Formänderungen erzielen, nicht unter den Begriff »Wachsthum«, doch können anhaltende Dehnungen Wachsthum im Gefolge haben, und wenn der Turgor sich dauernd erhebt, wird die durch elastische Dehnung erzielte Vergrösserung bleibend, ohne dass ein wirkliches Wachsen der Wandung stattfand. Will man aber nicht allein die Vorgänge in relativ resistenten Körpern Wachsen nennen, was übrigens wieder Schwierigkeiten hinsichtlich der Begrenzung macht, so kann man auch als Wachsthum die gestaltlichen Aenderungen im Protoplasmakörper ansehen.

Volumen- und Massenzunahme lassen sich nicht als Kriterium des Wachsens in Anspruch nehmen. Denn z. B. durch Dehnung über die Elastizitätsgrenze kann ein Pflanzenstengel oder eine Zellhaut dauernd verlängert werden, ohne dass das Volumen nothwendig zunimmt, und unter Umständen kann sogar eine Volumenabnahme eines Pflanzengliedes durch Wachsthum erreicht werden, wenn durch dieses z. B. die Elastizität der Wandungen gesteigert und hierdurch bis zur Erreichung des Gleichgewichtszustandes Wasser aus den turgescenten Zellen gepresst wird. Dass wenigstens nach einer Achsenrichtung Wachsthum eine Verkürzung herbeiführen kann, wurde schon (II, § 7) für die Wurzeln mitgetheilt, deren Länge mit dem Dickenwachsthum etwas abnimmt. Eine Zunahme der Trockensubstanz ist kein nothwendiges Erforderniss zum Wachsen, das z. B. in Keimpflanzen ausgedehnt von statten geht, während das Trockengewicht durch Athmung erheblich vermindert wird. Stehen auch Stoffmetamorphosen und Wachsthum in wechselseitigen Beziehungen, indem dieses auf die Dauer nicht ohne geeignete Nahrung möglich ist, während die Stoffmetamorphosen wieder vom Wachsen abhängig sein können, so muss doch Ernährung, d. h. die Aufnahme und Verarbeitung der Nährstoffe, wohl getrennt von dem Wachsthumsvorgang gehalten werden. Denn nicht gerade jeder einzelne Wachsthumsvorgang fordert Zufuhr von Nahrung, und in nicht wachsenden lebensthätigen Zellen spielen sich Stoffmetamorphosen dauernd ab. Auch die chemische Qualität einer Zellwandung kann sich ändern, ohne dass Wachsthum mitthätig ist.

Ausser durch Formänderung und Vermehrung der Theile kann Wachsen durch Vereinigung getrennter Theile vermittelt werden. Es sei hier nur erinnert an die mannigfachen Verschmelzungen von Zellen und an das Fortwachsen von Gefässen, indem an diese, mit Resorption der trennenden Wandfläche, eine Zelle als neuer Baustein angesetzt wird. Es genüge hier, nur auf die mannigfachen Modalitäten des Wachsens und damit darauf hingewiesen zu haben, dass in jedem concreten Falle näher anzugeben ist, in welchem Sinne das Wachsthum zu nehmen ist, und welche Theile des Pflanzenkörpers ins Auge gefasst sind [1]. Es gilt dieses natürlich auch für den Fall, dass Neubildungen als Erfolge des Wachsens ins Leben treten. Im Nähern bedarf es dann noch der Aufhellung, ob ein Wachsthumsvorgang durch Intussusception oder Apposition zu Stande kommt, die beide das Wachsthum organisirter Körper vermitteln können, während unorganisirte Körper im Allgemeinen nur durch Apposition wachsen.

Naturgemäss berücksichtigen wir nur die im lebendigen Organismus sich vollziehenden Wachsthumsvorgänge, die aber zum Theil in an sich nicht lebendigen Theilen, in Abhängigkeit von lebensthätigen Organen verlaufen. So entstehen und wachsen vermittelst Stoffwechselproducten innerhalb der Zellen Krystalle aus Calciumoxalat, ferner Stärkekörner, und selbst die Zellhaut ist ja ein für sich nicht lebendiger Theil des Organismus, dessen Entstehung und Fortbildung von dem lebendigen Protoplasmakörper abhängt. Mit dem Tode dieses ist aber doch nicht unbedingt alles Wachsen in einem Zellhautgehäuse erloschen, welches mit andern lebendigen Zellen im Gewebeverband vereint ist und

1) Auf die Verschiedenartigkeit des Wachsens wurde von Meyen (Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 336) hingewiesen.

Wechselbeziehungen mit diesen unterhält. In der That erfahren während der Streckung der Internodien längst luftführende Gefässe eine oft erhebliche Verlängerung, und nach vollendetem Längenwachsthum der Stengeltheile konnte Harting[1]) in manchen Pflanzen, so in Aristolochia Sipho, eine ansehnliche Erweiterung des Durchmessers der luftführenden Gefässe constatiren. Uebrigens fehlt eine kritische Durcharbeitung, in wie weit durch Vermittlung benachbarter Zellen ein Wachsthum in abgestorbenen Elementarorganen möglich ist. Allbekannt ist übrigens, dass in den ausgebildeten Gewebecomplexen höherer Pflanzen sehr gewöhnlich lebende und todte Elementarorgane vereinigt sind.

Was in der Einleitung (I, p. 2 ff.) hinsichtlich der Abhängigkeit des Entwicklungsganges von inneren oder äusseren Verhältnissen gesagt wurde, das gilt insbesondere auch für das Wachsthum der ganzen Pflanze und jedes einzelnen Theiles dieser. Es braucht deshalb hier nicht mehr besonders ausgemalt zu werden, dass in erster Linie innere Eigenschaften über Wachsen und die Qualität des Wachsens entscheiden, äussere Verhältnisse aber nach Zeit und Maass regelnd eingreifen. Für die einzelne Zelle aber sind die von dem umgebenden Gewebe ausgehenden Einwirkungen äussere Einflüsse, welche in mannigfachster Weise auf das Wachsthum influiren, wie insbesondere bezüglich der durch Gewebespannung entstehenden Zug- und Druckverhältnisse schon erwähnt ist und auch noch zu besprechen sein wird. Die äusseren Umstände sind entweder nur formale Bedingungen, die, wie z. B. das Ausmaass der Wärme, darüber entscheiden, ob Wachsthum stattfindet, oder greifen auch durch auslösende oder übertragende Wirkungen gestaltend ein. Die formellen Abweichungen, welche so als Resultante aus den vermöge innerer Anlagen gegebenen Bestrebungen und äusseren Beeinflussungen erzielt werden, können wohl einem Gliede des Pflanzenkörpers oder dem ganzen Individuum eine von der normalen (d. h. von der unter normalen Bedingungen erreichten) abweichende Gestaltung aufdrängen, ohne indess, wie gleichfalls in der Einleitung hervorgehoben ist, den Kern der erblichen Merkmale dauernd zu modificiren.

Ein für die Qualität des fernern Wachsthums maassgebender Complex von Eigenschaften ist nicht allein in der ganzen Pflanze, sondern auch im einzelnen Stärkekorn, ebenso in jedem Krystall gegeben. Während aber in diesem der Kern innerer Eigenschaften unverändert bleibt, werden im Entwicklungsgang der Pflanze in stetiger Folge neue innere Dispositionen und damit neue Bedingungen für das zunächst folgende Wachsthum geschaffen. Fehlt uns ein Einblick in die Gesammtheit der constanten und variablen inneren Dispositionen, so vermögen wir doch die Veränderlichkeit einzelner für das Wachsthum bedeutungsvoller Factoren mehr oder weniger zu verfolgen. Denn zu diesen Factoren gehören u. a. auch die Spannungsverhältnisse und die von diesen abhängigen Dehnungen, deren Ausmaass von der Expansionskraft, aber auch von der Qualität und Mächtigkeit der Gewebe und Wandungen und noch anderen veränderlichen Umständen abhängt. Mit diesen mechanischen Zug- und Druckwirkungen wird nicht nur das Wachsthum beschleunigt oder

1) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 511, 519. Nach G. Haberlandt tritt in Juncus glaucus erst nach vollkommener Ausbildung Luft in den Sclerenchymfasern auf.

gehemmt, sondern vielfach werden auch bestimmte Gestaltungen den beeinflussten Organen und Elementarorganen aufgedrängt.

Doch entspringen aus der Wechselwirkung von Gewebecomplexen, überhaupt der Theile des Ganzen, nur einzelne das Wachsthum beeinflussende Factoren, und mit noch so eindringender Erkenntniss dieser bleibt der Complex innerer Eigenschaften unbekannt, vermöge welcher die Pflanze und ihre Theile einer spezifischen Gestaltung zustreben. So ist auch aus dem molecularen Aufbau nicht zu erklären, warum das jugendliche Stärkekorn fernerhin diese oder jene Gestaltung annimmt. An diese gegebenen Dispositionen anschliessend, wurde übrigens in keinem andern Falle versucht, die für das Wachsthum maassgebenden Factoren (auch die Molecularprozesse) so weitgehend zu zergliedern, wie es durch Nägeli für die Stärkekörner geschah. Dieses gilt auch für die Zellhaut, hinsichtlich der die Abhängigkeit des Wachsens von einem einzelnen Factor, nämlich der mechanischen Dehnung, klarer hervortritt und sicherer gestellt ist als beim Stärkekorn.

Jedenfalls erfordert aber alles Wachsen mechanische Arbeit, und indem wir den Ursprung und die Angriffspuncte der wirksamen Kräfte ins Auge fassen, können wir von einer allgemeinen Mechanik des Wachsens sprechen. In solchem allgemeinen Sinn ist die Wachsthumsmechanik in diesem Kapitel aufgefasst, welches demgemäss nicht die in concreten Fällen erreichten besonderen Gestaltungen zu berücksichtigen hat. Der Verlauf des Wachsens unter constanten und variablen Bedingungen wird in den folgenden Kapiteln behandelt, und in diesen finden auch erst die äusseren Einwirkungen und ihre Erfolge weitere Berücksichtigung. Namentlich halten wir uns in diesem Kapitel nur an die unmittelbar wirksamen Kräfte, ohne den Ursachen nachzuspüren, durch welche dieselben, sei es vermöge Auslösung oder Uebertragung, in Action gesetzt werden.

Bei unsern derzeitigen Erfahrungen kann jede Darstellung der Mechanik des Wachsens nur Stückwerk bleiben, und muss sich wesentlich auf die Vorgänge in Stärkekörnern und Zellhäuten beschränken. Von dem Wachsthum letzterer hängt freilich das Wachsthum der Zellen, von dem Wachsthum dieser im Allgemeinen das Wachsthum der Pflanze und ihrer Glieder ab. Die Fundamente für eine Wachsthumsmechanik dieser werden also mit der Wachsthumsmechanik der Zellen gewonnen.

Die Basis für eine Wachsthumsmechanik der Pflanze bildet somit die Wachsthumsmechanik organisirter Körper. Die Grundlage für Wachsthum und Wachsthumsmechanik dieser wurde durch Nägeli's [1]) überaus scharfsinnige Untersuchungen geschaffen, welche zugleich das Wachsthum durch Intussusception und die Molecularstructur der organisirten Körper klar legten. Als für den Verlauf des Wachsthums und die Gestaltung der Stärkekörner wesentlich maassgebende Factoren wurden von Nägeli angesprochen die aus der Schichtenspannung entspringenden mechanischen Dehnungen, resp. Compressionen, die Qualität und Zufuhr der Nährflüssigkeit und die Gesammtheit der von der Molecularstructur abhängigen, die Cohäsion, die Einlagerung von Substanz u. s. w. beeinflussenden Wirkungen. Ferner hob auch Nägeli hervor, dass in der Structur des jugendlichen Stärkekorns die für dessen fernere Gestaltung wesentlich maassgebenden und mit der Entwicklung veränderlichen inneren Dispositionen gegeben sind. Als bedeutungsvoll für das Wachsthum der Zellhaut konnte wohl Nägeli [2]) die gleichen Factoren ansprechen, die er indess hinsichtlich der Zellhaut nicht im Näheren verfolgte. So hat auch Nägeli die mechanische

1) Die Stärkekörner 1858, p. 289 ff. u. s. w. 2) L. c., p. 328.

Dehnung als eine mitwirkende Ursache angesehen, doch hat die hervorragende Bedeutung der durch Turgor oder Gewebespannung vermittelten Dehnungen, speziell für das Flächenwachsthum der Zellhaut, erst Sachs[1]) hervorgehoben.

Wachsthum durch Intussusception und Apposition.

§ 13. Die unorganisirten Körper können nur durch Apposition, die organisirten ausserdem noch durch Intussusception wachsen, indem Wasser und gelöste Stoffe zwischen die Micellen dringen, die weiter auseinandergetrieben werden, indem neue Micellen sich eindrängen oder die vorhandenen sich durch Auflagerung von Substanz vergrössern. Thatsächlich wird das Wachsthum der organisirten Substanz in der Pflanze sowohl durch Intussusception als durch Apposition vermittelt, und es muss in jedem concreten Falle ermittelt werden, ob dieser oder jener Modus oder ob beide vereint thätig sind.

Unsere Kenntnisse über das Wachsthum durch Intussusception verdanken wir Nägeli, welcher zunächst nachwies, dass auf diese Weise die Stärkekörner wachsen. Der Intussusception bedarf es augenscheinlich auch, um das Flächenwachsthum der Zellhaut zu vermitteln, und Traube's Niederschlagsmembranen (vgl. I, § 7) können sehr schön demonstriren, wie mit Vergrösserung der Oberfläche fortwährend neue Micellen zwischen die bestehenden eingeschoben werden. Wohl wächst, so gut wie die Stärke, auch die Zellhaut in gegebenen Fällen durch Intussusception in die Dicke, doch kommt auch Apposition durch Anlagerung von Zellhautlamellen vor, und nach eigenen Erfahrungen möchte ich glauben, dass dieses häufiger zutrifft, als die derzeit herrschende Ansicht annimmt, nach der das Dickenwachsthum der Zellwände der Regel nach immer durch Intussusception vermittelt wird. Durch Apposition dürften wohl auch die aus organisirter Substanz gebildeten Proteinkrystalloide wachsen, die sich ebenso wie Krystalle während ihrer Bildung im Organismus allmählich vergrössern[2]), übrigens auch von Schmiedeberg[3]) umkrystallisirt werden konnten.

Die unerlässliche Bedingung für Intussusception, die Fähigkeit der organisirten Körper, Wasser und gelöste Stoffe in das Innere aufzunehmen, ist zugleich unerlässliche Bedingung für den Stoffaustausch, und damit für die Existenzfähigkeit des Organismus. In diesem ist aber Wachsthum durch Intussusception nicht auf einzelne Zellhäute beschränkt, sondern spielt sich auch ab, indem durch Wachsthum und Theilung neugebildete Zellen zwischen die bestehenden sich einschieben und diese auseinanderdrängen. Von solchen und andern Er-

1) Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 699. — Traube's Niederschlagsmembranen sind wohl geeignet, zu demonstriren, wie Flächenwachsthum in Folge von Dehnung zu Stande kommt, lehren aber nicht ohne weiteres, welche Bedeutung Dehnung für Wachsthum der Zellhaut hat. Die bezüglichen gegen Sachs gerichteten Prioritätsreclamationen Traube's sind deshalb ungerechtfertigt; ebenso ist das Wachsthum durch Intussusception nicht durch Traube, sondern durch Nägeli erkannt. (Vgl. Bot. Ztg. 1878, p. 241, 308, 657.) — Von nur historischem Interesse ist Mariotte's Annahme, der Saftdruck trage, indem er die Zweige, Blätter u. s. w. ausdehne, zum Wachsthum der Pflanze bei (Oeuvres de Mariotte 1717, p. 132).

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 516. — Nägeli's Vermuthung (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1862, II, p. 319), die Krystalloide möchten als kugelige Körper auftreten und mit dem Wachsthum erst krystallinische Form annehmen, ist nicht zutreffend.

3) Zeitschrift f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 205.

wägungen ausgehend, sprach schon Lamarck[1]) das Wachsthum durch Intussusception als zum Wesen des lebendigen Organismus gehörig an. Uebrigens lehren auch Vereinigungen getrennter Zellen und manche andere Vorgänge, dass eine Apposition von Bausteinen und Gliedern Wachsthum vermitteln kann.

Durch welche Vorgänge innerhalb der organisirten Körper dauernde Veränderungen, also auch Wachsthum erzielt werden, geht aus dem über Molecularstructur Gesagten (I, Kap. 1) hervor. Insbesondere werden Vergrösserung, aber auch Zertrümmerung der aufbauenden Micellen und Einschiebung neuer Micellen in Betracht kommen, ferner auch Verkettung getrennter Micellen zu Micellverbänden. Ohne dass nothwendig Nährmaterial zugeführt werden muss, kann eine Zertrümmerung der Micellen eine vermehrte Wassereinlagerung und damit Volumzunahme eines organisirten Körpers herbeiführen, wofür die zunächst festen, späterhin gallertig werdenden Zellhäute Beispiele liefern. Ausserdem müssen gelöste Stoffe als Nährmaterial eindringen, und sich unlöslich in Zellhäuten, Stärkekörnern u. s. w. ausscheiden, sei es nun, dass so vorhandene Micellen durch Apposition vergrössert oder getrennte Micellen verkittet oder neue Micellen formirt werden.

Was in einem gegebenen Falle geschieht, ist schwierig oder gar nicht, und immer nur auf Grund theoretischer Speculationen zu sagen. Der Ort der Ausscheidung und damit die Art und Weise des Wachsthums hängt von mannigfachen Factoren und oft wohl von verwickelten Combinationen ab. Bedeutungsvoll werden jedenfalls sein alle die Ursachen, welche das gelöste Nährmaterial in unlösliche Stoffe überführen, die Anziehungskräfte zwischen Substanz der Micellen und dem Wachsthumsmateriale, sowie die Gesammtheit der von den Cohäsionsverhältnissen in der organisirten Substanz bedingten Widerstände, die auch von äusseren Dehnkräften abhängig sind. Ohne weitere Ausmalung der verschiedenen Factoren und ihrer Combinationen ist doch einleuchtend, dass für den Ort der Ausscheidung von Wachsthumsmaterial nie ein einzelner Factor allein bestimmend ist, jedoch einem einzelnen Umstand eine für den Erfolg entscheidende Wirkung zukommen kann. Hervorgehoben mag noch sein, dass die Micellen nicht allein nach Maassgabe der von ihnen ausgehenden Attractionskräfte, wie ein Krystall in einer Lösung wachsen. Denn solcher ungehinderten Ausbildung der Micellen treten die Cohäsionskräfte innerhalb der organisirten Substanz hemmend entgegen, und ausserdem ist wesentlich entscheidend für den Ort der Ablagerung des Wachsthumsmateriales die Ueberführung dieses in unlösliche Verbindung[2]).

Die gleichen Gesichtspunkte gelten im Allgemeinen für diejenigen organisirten Körper, deren Micellen wie im Protoplasma sich leicht verschieben (I, § 7). Diese gegenseitigen Verrückungen führen natürlich gleichfalls neue Constellationen herbei, und gestatten ferner die Einschiebung fester Partikel, welche in Zellhäuten u. s. w. im Allgemeinen nur da auftreten, wo sie aus der zugeführten Nährlösung ausgeschieden werden. Derartiges Eindrängen von Micellen zwischen andere geht in jedem sich bewegenden Protoplasma vor sich, und führt auch zur Durchdringung zweier sich vereinigender Protoplasma-

1) Philosophie zoologique. Nouv. édit. 1830, Bd. 1, p. 382.
2) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 124.

körper. Letzteres kommt ja öfters vor, u. a. bei den durch Copulation von Schwärmern oder durch Eindringen von Spermatozoiden vermittelten Befruchtungsvorgängen.

Aus obigen allgemein gehaltenen Erörterungen geht hervor, warum gegebenen Falles durch mechanische Dehnung in Richtung dieser das Wachsthum begünstigt oder eventuell erst eingeleitet wird. Denn der Einschiebung neuer Substanz stehen geringere Widerstände entgegen, wenn ein Theil der zwischen zwei Micellen wirksamen Cohäsionskraft überwunden ist. Die künstlichen Niederschlagsmembranen (I, § 7) lehren, wie ohne Dehnung das Flächenwachsthum überhaupt stille steht, während neue Micellen in Richtung der Fläche eingelagert werden, wenn in den durch mechanische Dehnung erweiterten intermicellaren Räumen neue Micellen aus den eindringenden Membranogenen entstehen. Aber auch ohne eine vorausgehende mechanische Dehnung wird Wachsthum, gleichviel ob durch Wachsthum bestehender oder Einschiebung neuer Micellen, stattfinden, wenn die Ausscheidung fester Substanz zwischen die Micellen mit einer die Cohäsion dieser überwältigenden Kraft angestrebt wird, und so gut wie das bei der Quellung sich eindrängende Wasser (I, § 4), wird auch ein sich wie ein Keil eindrängender fester Körper die Micellen auseinandertreiben können.

Die Kraft aber, vermöge welcher eine Ausscheidung krystallisirender oder durch chemische Wechselwirkung unlöslich werdender Körper angestrebt wird, erreicht unter Umständen so ungeheure Werthe, dass die Ueberwindung der Cohäsion der Micellen mit solchen Mitteln nicht überraschen kann. Um an einen bekannten Fall anzuknüpfen, erinnere ich daran, dass das in Spalten gefrierende Wasser Felsen zu zersprengen vermag, und um Eis von 18—20° C. wieder flüssig zu machen, also um die Krystallisation des Wassers zu verhindern, bedurfte es nach Mousson eines Druckes von etwa 13 000 Atmosphären[1]). In der That werden die folgenden Paragraphen lehren, dass auch ohne Dehnung, ja sogar in unter Druck stehenden Schichten, Wachsthum durch Einlagerung von Substanz stattfinden kann, Flächenwachsthum von Zellhäuten aber jedenfalls öfters ohne mechanische Dehnung nicht oder kaum vor sich geht.

Ein für den Verlauf des Wachsens mitwirkender Umstand muss auch aus der nach den Achsen ungleichen Cohäsion in organisirten Körpern entspringen. Ueber diese Cohäsionsverhältnisse, sowie über die daraus entspringende, nach den räumlichen Dimensionen ungleiche Quellung ist früher (I, § 4 u. 5) gesprochen worden. Die dort entwickelten Gesichtspunkte enthalten auch die Normen, nach welchen die Bedeutung dieser Cohäsionsdifferenzen für die Einlagerung fester Substanz zu beurtheilen sein wird. Ferner muss auch das Maass der Quellung von Bedeutung sein, das einmal nach äusseren Verhältnissen und z. B. dann wechselt, wenn die Micellen sich vergrössern oder durch Zertrümmerung verkleinert werden.

Das Wachsthum eines einzelnen Micells ist natürlich auch von den von diesem ausgehenden, eventuell nach verschiedenen Richtungen ungleichen Anziehungskräften abhängig. Im Wesentlichen sind die so entspringenden Wirkungen vergleichbar den von einem Krystall ausgehenden Wirkungen, welche bestimmend für den Ansatz neuer Substanz werden, auch wenn diese einem isomorphen Körper zugehört, also der Qualität nach verschieden ist[2]). Warum diese Bestrebungen innerhalb der organisirten Substanz nicht ungetrübt zur Geltung kommen können, ist schon oben angedeutet, und dass die Verhältnisse für ein krystallinisches Micell nicht so einfach, wie für einen unorganisirten Krystall liegen, ergibt sich leicht aus dem über Wachsthum des einzelnen Micells Gesagten.

Die Qualität der in die Stärkekörner oder in die Zellhaut gelangenden Nährlösung ist, wie schon früher (I, § 57) hervorgehoben wurde, unbekannt. Ebenso sind die Ursachen nicht bestimmt, welche die Ausscheidung fester Partikel herbeiführen, und es muss deshalb dahin gestellt bleiben, ob und in wie weit die von den Micellen ausgehenden Molecularwirkungen an solcher Ausscheidung betheiligt sind. Bei derartiger Sachlage lassen sich die aus der vielleicht veränderlichen Qualität der Nahrung u. s. w. entspringenden Wachs-

---

1) Clausius, Die mechan. Wärmetheorie 1876, Bd. I, p. 174.

2) Vgl. Knop, System d. Anorganographie 1876, p. XI; Scharff, Neues Jahrb. f. Mineralogie 1876, p. 24; Lecoq de Boisbaudran, Compt. rend. 1879, Bd. 88, p. 360.

thumsfactoren nicht näher präcisiren. Uebrigens ist einleuchtend, dass auch die Quantität des disponiblen Wachsthumsmaterials, sowie die erleichterte oder erschwerte Zufuhr Bedeutung haben müssen. Die Qualität der Nährlösung ist natürlich von wesentlicher Wichtigkeit. Von dieser hängt es auch ab, ob die fraglichen Nährmaterialien auf ihrem Weg in intermicellare Räume gelangen, und wie sie sich im Bereiche der von den Micellen ausgehenden Molecularkräfte in den umhüllenden Wassersphären vertheilen. Auf diese und andere Punkte ist bei Behandlung der Diosmose (I, § 9) hingewiesen worden. Dass nicht dauernd nur Stoffe einer Qualität in die Zellhaut gelangen, geht schon aus der Einlagerung von Kalksalzen, Kieselsäure u. s. w. hervor. Solche Einlagerungen und Metamorphosen der Zellhautsubstanz bedingen auch theilweise die Veränderungen, welche Zellhäute häufig mit der Zeit erfahren (vgl. I, § 58).

Mit dem kurzen Hinweis auf eine Anzahl der im Wachsthum mitwirkenden Verhältnisse sollte insbesondere hervorgehoben werden, dass das factische Geschehen im Wachsen wohl immer die Resultante aus dem Zusammengreifen verschiedener und zudem mit Entwicklung und nach anderen Umständen variabler Factoren ist. Eine vollständige Aufhellung des Zusammenwirkens aller Factoren ist in keinem Falle gelungen. Wie sich Nägeli deren Zusammenwirken beim Wachsen der Stärke denkt, wird weiterhin in kurzen Zügen angedeutet werden (II, § 14). Hinsichtlich der Zellhaut ist im Wesentlichen nur mitzutheilen, welchen Erfolg Dehnkräfte auf das Wachsen haben. Welcher Zusammenhang zwischen Schichtung und Streifung und der ja auch durch Wachsthum ausgebildeten Molecularstructur besteht, ist früher erwähnt (I, Kap. I), viele thatsächliche Verhältnisse harren noch der causalen Erklärung[1]).

Wachsthum durch Intussusception. Die Argumentationen, die Nägeli[2]) benutzte, um darzuthun, dass die Stärkekörner durch Intussusception wachsen und nicht, wie früher angenommen, eine Schicht der anderen aufgelagert wird, können hier nicht näher angeführt werden. Wenn übrigens eine innere Schicht eines Stärkekornes mächtiger wird oder in dieser eine neue concentrische Schicht sich ausbildet, oder im Innern des Stärkekorns ein Theilkorn entsteht und wächst, so ist soviel klar, dass jedenfalls Nährlösung eindringen und innerhalb des Stärkekornes zur Bildung und zum Wachsthum der Micellen verwandt werden muss. Die Einlagerung von Kieselsäure und anderen Aschenbestandtheilen in die Zellhaut gibt gleichfalls ein anschauliches Beispiel für das Wachsthum durch Intussusception, ebenso das Flächenwachsthum der Zellhaut, vorausgesetzt, dass nicht einfache Dehnung über die Elastizitätsgrenze die Vergrösserung herbeiführt.

Nach den Erfahrungen an Stärkekörnern darf also die Schichtung durchaus nicht ohne weiteres als ein Argument für Appositionswachsthum benutzt werden, obgleich jene auch auf diese Weise entstehen kann. Nägeli[3]) hat selbst für Scytonemeen, Rivularieen u. a. Fälle kennen gelernt, in denen eine Verdickung der Zellhaut durch Apposition neugebildeter Zellhautschichten zu Stande kommt, hält aber dafür, dass der Regel nach die Zellwandungen durch Intussusception in die Dicke wachsen. Die von Nägeli angeführten Gründe zwingen nicht für alle Fälle zu diesem Schlusse, und nach Erfahrungen, auf die ich, sowie auf diese ganze neuer Untersuchungen bedürftige Frage hier nicht näher eingehen kann, möchte ich glauben, dass öfters Zellwandungen durch Appositionswachsthum verdickt werden. Solches ist nach Pfitzer[4]) auch der Fall in gewissen, Krystalle von Calciumoxalat führenden, Zellen von Citrus, und nach Sanio[5]) entstehen in den Holzzellen von Pinus sylvestris die secundären Verdickungsschichten durch Apposition[6]).

---

1) Dahin gehört u. a. auch, dass die längste Achse elliptischer Porenkanäle in Richtung der stärksten Streifungen zu fallen pflegt (Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1864, I, p. 305, u. II, p. 130, 146. Vgl. auch Troschel, Unters. über d. Mestom im Holze d. dikotyl. Laubbäume 1879, p. 9 u. 14.

2) Die Stärkekörner 1858, p. 213.

3) L. c., p. 285. 4) Flora 1872, p. 130.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. IX, p. 63.

6) Nachtrag. Mittlerweile hat Schmitz (Sitzungsb. d. Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde, 6. Dec. 1880) mitgetheilt, dass die Verdickung der Zellwandungen zumeist durch Apposition geschieht. Auch findet das Wachsthum der Stärkekörner nach Schimper (Bot. Ztg. 1881, p. 185) wesentlich durch Apposition statt.

Wachsthumsmechanik der Stärkekörner.

§ 14. In keinem anderen Fall ist versucht worden, die Wachsthumsmechanik eines organisirten Körpers so weit in die einzelnen zusammenwirkenden Factoren zu zergliedern, als es für die Stärkekörner durch Nägeli[1]) geschah. Um in die geistreichen Combinationen dieses Forschers einen richtigen Einblick zu gewinnen, bedarf es jedenfalls des Studiums der Originalarbeit, und ich beschränke mich deshalb im Folgenden darauf, nur die wesentlichsten Schlussfolgerungen mitzutheilen, die übrigens der Natur der Sache nach zum Theil auf hypothetischem Boden ruhen.

Bekanntlich sind die Stärkekörner concentrisch geschichtet[2]), indem wasserärmere und wasserreichere Zonen abwechseln, wobei übrigens zugleich der Wassergehalt gegen das Centrum des Kornes erheblich zunimmt, so dass jede innere dichte Schicht wasserreicher, als eine äussere dichte Schicht ist. In Kap. I (Bd. I) ist ferner mitgetheilt, dass der Wassergehalt wesentlich von der Grösse der Micellen abhängt, die somit im Allgemeinen am grössten in den wasserärmsten, am kleinsten in den wasserreichsten Partien sind.

Die Entwicklung der Stärkekörner zeigt nach Nägeli (l. c., p. 230) folgenden, der direkten Beobachtung zugänglichen Verlauf. Zunächst entstehen kleine kugelige, aus mässig dichter Substanz gebildete Körper, die noch keine Schichtung erkennen lassen. Solche bildet sich erst mit dem Wachsthum aus, mit welchem, je nach den spezifischen Eigenheiten, die Körner ihre Kugelform bewahren oder eine abweichende Gestalt annehmen. Ferner verharrt mit der Entwicklung das Schichtencentrum entweder in der Mitte oder wird unter Ausbildung excentrischer Schichtung auf die Seite gerückt.

Zunächst pflegt um den weichen Kern eine Kugelschale aus dichterer Substanz zu entstehen. Hat mit dem Flächenwachsthum dieser der weiche Kern sich wieder vergrössert, so wiederholt sich dieselbe Differenzirung, übrigens derart, dass die dichteren Kugelschalen durch weichere Kugelschalen getrennt bleiben. Bei gleichmässigem Wachsthum der Schalen bleiben die Körner concentrisch, bei einseitig gefördertem Wachsthum der Schalen werden sie excentrisch geschichtet. In beiden Fällen erreichen aber die Schichten nur eine gewisse Mächtigkeit, dann bildet sich in der Mitte der weicheren Zonen eine dichtere Schicht, in den dichteren Zonen eine wasserreichere Schicht aus. Da solche Spaltung nur mit gewisser Dicke der Zonen eintritt, werden die neu eingeschobenen Schichten in concentrisch geschichteten Körnern vollkommene Hohlkugeln, während sie in excentrischen Schichten die Form von Menisken haben, die sich da einschieben, wo die Schichten ihre grösste Mächtigkeit erreichen. Solche Differenzirungen in den weichen und dichten Schichten, sowie Formirung neuer Schichten um den weichen Kern wiederholen sich bis zur definiti-

1) Die Stärkekörner 1858, p. 289. — Nägeli's Theorie ist unter der Voraussetzung entwickelt, dass die Stärkekörner durch Intussusception wachsen. Selbst wenn diese Voraussetzung nicht zutrifft, behalten doch Nägeli's Erörterungen für die Theorie des Wachsens ihre volle Bedeutung, da in ihnen zuerst versucht wurde, die für Wachsthum durch Intussusception massgebenden Factoren, resp. ihr Zusammenwirken zu charakterisiren.

2) Vgl. die Figuren in Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 61.

ven Ausbildung des Stärkekorns. Dabei kann eine excentrisch werdende Schicht in der Richtung des stärksten Wachsthums ihren Durchmesser bis um das 160 fache vergrössern und hierbei in einen Complex von concentrischen Menisken zerfallen, während sie nach der anderen Seite hin sich nur wenig vom Schichtencentrum entfernt und ihren Durchmesser vielleicht kaum ändert. Einzelne Abweichungen werden hier nicht berücksichtigt, und so sei auch nur beiläufig erwähnt, dass vereinzelt in der Mitte des weichen Korns ein dichterer Kern entsteht, in welchem aber mit fernerem Wachsthum sich wieder ein Schichtencentrum aus weicher Substanz ausbildet.

Im Schichtencentrum sind die Wachsthumsvorgänge im Wesentlichen gleich in concentrisch, sowie in excentrisch geschichteten Körnern, und in jenem liegt immer ein Maximum des Wachsthums. Dieses ist in concentrisch geschichteten Körnern zugleich das Hauptmaximum, während in excentrisch geschichteten Körnern das ausgiebigste Wachsen in andere Partien, nämlich in den mathematischen Schwerpunkt des Stärkekorns, fallen kann.

Ausgehend von einem jugendlichen, eben der Beobachtung zugänglichen Stärkekorn, erörtert nun Nägeli, in wie weit die Wachsthumsvorgänge im Korn, insbesondere von den mit der Entwicklung sich ausbildenden Spannungserscheinungen, von der Nahrungszufuhr und der jeweils bestehenden, mit der Entwicklung aber veränderlichen Molecularstructur abhängen. Damit ist auch gesagt, dass der Complex der im jugendlichen Stärkekorn gegebenen Eigenschaften für dessen fernere Gestaltung entscheidend eingreift.

Im jugendlichen Stärkekorn bildet sich baldigst eine Schichtenspannung aus, die weiterhin gleichsinnig fortdauert. Die äusseren Schichten nämlich sind positiv gespannt (suchen sich auf grösseren Umfang auszudehnen) und wirken demgemäss dehnend auf die inneren, negativ gespannten Schichten. Solche Spannung kommt schon zu Wege, wenn die miteinander vereinigten Kugelschalen um gleiche Quotienten in die Fläche wachsen, und zwar steigt dann die Spannungsintensität mit der Abnahme des Krümmungsradius, da die Kraft, mit welcher die Trennung der vereinigten Kugel- oder Cylinderschalen angestrebt wird, dem Quadrat des Radius umgekehrt proportional ist. Die Intensität dieser Spannung kann natürlich nicht nach dieser Rechnung bemessen werden, da verschiedene Umstände modificirend eingreifen. Die Dehnung der negativ gespannten Schichten beschleunigt deren Wachsthum, und zwar um so mehr, je geringere Cohäsion sie besitzen. In den peripherischen Schichten ist zwar der positiven Spannung halber das Wachsthum verlangsamt, wird aber anderseits dadurch relativ begünstigt, dass sie die Nährlösung aus erster Hand empfangen und bei lebhaftem Verbrauch von Wachsthumsmaterial zu den inneren Schichten nur eine verdünntere Lösung gelangen kann.

Weiter haben alle Schichten das Bestreben, durch Vergrösserung der Micellen dichter (wasserärmer) zu werden, indess arbeitet dem insbesondere das durch Dehnung erzielte Wachsthum um so mehr entgegen, je lebhafter das Wachsen fortschreitet, indem damit fortwährend neue kleine Micellen zwischen die vorhandenen eingeschoben werden. Vergrössern sich aber die einzelnen Micellen, so erreichen sie damit eine gestreckte Form, deren längste Achse in Richtung der Radien des Stärkekorns gestellt ist (vgl. I, § 3). Hiermit werden nach den Achsenrichtungen Cohäsion und Wassergehalt different, und zwar ist

[illegible]

Ohne weiter die Anschauungen Nägeli's zu discutiren, muss ich doch bekennen, dass mir dessen Vorstellungen hier für die Erklärung der Thatsachen nicht ausreichend erscheinen.

Theilkörner entstehen, indem innerhalb des Kornes ein Micellarcomplex sich constituirt, welcher vermöge der ihm innewohnenden Dispositionen nach seiner Art weiter wächst, natürlich aber in seiner Ausbildung von den umgebenden Schichten, resp. den von diesen ausgehenden Wirkungen, beeinflusst

wird. Solche Stärkekornanfänge dürften innerhalb eines anderen Stärkekorns sich besonders leicht da bilden, wo die weitest gehenden Spannungen und Störungen des Gleichgewichtszustandes eintreten. Thatsächlich entstehen denn auch nach Nägeli Theilkörner vorzüglich da, wo hohe Spannungen sich ausbilden, nämlich nahe an der Peripherie des Kornes, in Ecken, Kanten und Vorsprüngen dieses, sowie im Schichtencentrum selbst. Ueber das Wachsthum der Theilkörner und über die Ursachen, durch die deren Trennung angestrebt, resp. erzielt wird, muss Näheres bei Nägeli nachgesehen werden. — Eine Anzahl der Argumente, welche Nägeli zur Ermittlung der Spannungszustände und der Molecularstructur verwerthete, sind in Kap. I (Bd. I) mitgetheilt worden.

Wachsthumsmechanik der Zellhaut.

§ 15. Die hohe Bedeutung mechanischer Dehnung für Wachsthum von Pflanzenorganen, somit für Flächenwachsthum der Zellhäute, ist in den vorigen Kapiteln (II u. III) vielfach besprochen. In gleicher Weise lehren zahlreiche andere Erfahrungen, dass es im Allgemeinen einer gewissen mechanischen Dehnung bedarf, um Flächenwachsthum einer Zellhaut zu erzielen. Hierzu reicht bei gewissen Zellhäuten eine geringe Dehnkraft aus, während in andern Wandungen erst Flächenwachsthum beginnt, wenn die Dehnung ein höheres Maass überschreitet, und in manchen, übrigens noch turgescenten Zellen vielleicht überhaupt durch keine Dehnkraft Wachsthum erzielt werden kann. In den wachsenden Organen wird begreiflicherweise mit der Dehnung das Wachsthum gesteigert, und dieses kann in normal ausgewachsenen Pflanzentheilen öfters durch vermehrte Dehnkraft wieder hervorgerufen werden. Das dürfte wohl durch mechanischen Zug in allen eben ausgewachsenen Internodien gelingen, ausserdem liefern noch andere Objecte, wie die Bewegungsgelenke der Blätter von Phaseolus und die Grasknoten Beispiele, dass eine durch Turgor gesteigerte Dehnung von neuem zu Wachsthum führen kann.

Anderseits tritt natürlich eine jede Herabdrückung der Dehnkraft dem Wachsthum hemmend entgegen. Dieses haben wir schon hinsichtlich der positiv gespannten Gewebe gelegentlich der Schilderung der Gewebespannung erfahren (II, § 7 u. a.). So erreichte das isolirte und in Wasser gelegte Mark eine oft weit ansehnlichere Länge, als es jemals im Internodium, in welchem die negativ gespannten Gewebe hemmend entgegen treten, erreicht haben würde. Selbst eben ausgewachsenen Internodien entnommen, kann das Mark noch erhebliche Verlängerung erfahren, und somit nochmals Wachsthum beginnen, nachdem es in der Pflanze sein Längenwachsthum abgeschlossen hatte. Die negativ gespannten Gewebe würden aber durchgehends ohne die von den positiv gespannten Geweben ausgehende Zugkraft geringere Länge erreichen. Auf eine gewisse Grösse würden jene durch die in ihren Zellen wirksame Turgorkraft gebracht sein, zu noch weitergehendem Wachsen musste diese mit der von anderen Geweben ausgehenden Zugkraft sich vereinen, und auch die so resultirende Dehnkraft genügte endlich nicht mehr, um Flächenwachsthum der Zellhäute zu erzielen. Aus solchem Antagonismus entgegengesetzt gespannter Gewebe resultirt, wie auch schon früher hervorgehoben ist, die von wachsenden Organen endlich erreichte Grösse.

nicht die Grösse der Dehnung allein entscheidend ist, und so wachsen auch die Staubfäden der Cynareen nicht, obgleich in diesen die Wandungen viel ansehnlicher gedehnt sind als in wachsenden Pflanzentheilen; freilich fehlt hier der Nachweis, dass genügendes Nährmaterial factisch den Wandungen zu Gebot steht.

Ob überhaupt Wachsthum vor sich geht, das ist eben auch von der spezifischen Molecularstructur der Wandungen abhängig, und wie in den Stärkekörnern sind sicher auch die von den Micellen der Zellhaut ausgehenden Molecularwirkungen wesentlich mitbestimmend für den Ort, an welchem Wachsthumsmaterial sich absetzt. Die in den gegebenen Dispositionen innerhalb der Zellhaut entspringenden Wirkungen werden wohl auch in erster Linie entscheidend sein, dass z. B. der Faden einer Vaucheria oder einer Spirogyra cylindrische Form annimmt, also grade in der Weise, wie es diese Gestaltung erfordert, in den wachsenden Zonen Micellen einlagert. Denn hinge die Einlagerung nur von der Dehnung ab, so wäre nicht einzusehen, warum cylindrische Zellen trotz ihres Wachsens nicht eine Kugelgestalt als endliche Gleichgewichtsfigur annehmen.

Welche besonderen, mit der Molecularstructur in Zusammenhang stehenden Eigenschaften entscheidend werden, wird für jeden concreten Fall zu bestimmen sein. Sehr wohl kann die nachweislich nach verschiedenen Richtungen öfters ungleiche Dehnbarkeit einmal den Ausschlag geben, muss aber nicht immer die entscheidende Ursache sein, und es ist wohl zu beachten, dass keineswegs allein die Grösse, sowie die Erweiterung der intermicellaren Räume allein bestimmend für Einschiebung von Wachsthumsmaterial ist. Wie die ungleiche physikalische Beschaffenheit der dieselbe Zelle umgrenzenden Wandungsflächen bedeutungsvoll für das Wachsthum ist, lehren u. a. die Fäden von Spirogyra, an denen nach dem Zerschneiden die nunmehr durch Gegendruck der Nachbarzelle nicht mehr gehemmte Querwand sich convex nach Aussen wölbt, und durch ferneres Wachsthum die übliche Gestalt der Endzelle des Fadens annimmt[1]. Auch sind schon früher (II, § 4) die cambialen Zellen der Wurzeln erwähnt, welche unter steigendem Turgor breiter, aber niederer werden, und in der Richtung dieser stärksten Dehnung in der Wurzel wachsen, und so diese verdicken helfen.

Die zur Einleitung von Flächenwachsthum nothwendige und in der Pflanze wirksame Dehnung scheint der Regel nach die Elastizitätsgrenze der Wandungen nicht zu überschreiten, somit zu wirken, indem durch Erweiterung der intermicellaren Räume und Aequilibrirung eines Theils der Cohäsionskraft die bezügliche Einlagerung von Wachsthumsmaterial ermöglicht wird, mag es sich dabei nun um Vergrösserung vorhandener oder Einschiebung neuer Micellen handeln. Dass durch die in den Pflanzen wirksamen Zugkräfte die Elastizitätsgrenze nicht überschritten wird, folgere ich aus der mit Entziehung des Sauerstoffs sofortigen Sistirung des Wachsens. Denn da hierbei Turgor und überhaupt die Spannungen zunächst nicht verringert werden, so würde auch noch gewisse Verlängerung zu Stande kommen, wenn die in der Pflanze gegebenen Zugkräfte ausreichten, die wachsthumsfähigen Zellhäute über die Elastizitätsgrenze zu dehnen.

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 118.

Mit einiger Wahrscheinlichkeit konnte auch de Vries aus seinen früher (II, p. 22) mitgetheilten Dehnungsversuchen folgern, dass die Elastizitätsgrenze der Wandungen durch die in wachsenden Organen thätige Turgorkraft nicht überschritten wird. Ferner habe ich [1]) gezeigt, dass in den Blattstielgelenken von Phaseolus durch gesteigerte Dehnung, aber ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze, Wachsthum erzielt wird. Wird nämlich nach Umkehrung der Pflanze durch Geotropismus die Expansionskraft in der nun erdwärts gewandten Gelenkhälfte erheblich gesteigert, und diese selbst ansehnlich verlängert, so erfolgt doch erst ein gewisses Wachsthum in den parenchymatischen Zellen, wenn dieser Zustand einen oder einige Tage anhält, nicht wenn bald nach Erzielung der vollen Verlängerung in der Gelenkhälfte die Pflanze wieder in ihre normale aufrechte Stellung zurückgebracht wird. Auch bei dem Wachsthum der künstlichen Niederschlagsmembranen und ebenso der Plasmamembran [2]) spielt Dehnung über die Elastizitätsgrenze offenbar keine nothwendige Rolle beim Wachsthum, da beide durch einen Zug sogleich zerrissen werden, sobald das Wachsthumsmaterial ausgeschlossen ist.

Wie aber im Experimente, insbesondere in wachsthumsfähigen Zellen, die Elastizitätsgrenze mit genügender Dehnung überschritten wird, mag solches wohl auch gelegentlich in der Pflanze normal erreicht werden. Möglich, dass solches in wachsenden Gewebecomplexen in einzelnen Elementarorganen eintritt, denn dieses ist mit Rücksicht auf den Wachsthumsstillstand im sauerstofffreien Raum noch nicht ausgeschlossen, weil ja der Zuwachs auch aufhören muss, wenn nur in einer genügenden Zahl von Zellen das Wachsthum unmöglich gemacht wird. So könnte immer noch, wie es nach den Versuchen von Ambronn scheint (I, § 3), das jüngere Collenchym in wachsenden Internodien durch die in der Pflanze wirksamen Zugkräfte über die Elastizitätsgrenze gedehnt werden, und vielleicht trifft solches öfters zu in den abgestorbenen, aber dennoch wachsenden Elementarorganen der Internodien und anderer Pflanzentheile. Mögen hierbei immerhin vielleicht Wandungen von Spiralgefässen u. s. w., wie plastische Massen ausgezogen werden, soviel ist jedenfalls gewiss, dass ein solcher Vorgang in den activ wachsenden Zellen gewöhnlich keine Bedeutung hat, deren Flächenwachsthum also unter Substanzzunahme durch Intussusception zu Stande kommt. Ein Beispiel, dass auch in lebenden Zellen ein Zuwachs durch Ausziehen plastischer Zellhautmasse erzielt werden kann, liefert Oedogonium. Die Zellen dieser Alge bilden bekanntlich einen Zellstoffring, der nach dem Einreissen der Aussenhaut plötzlich durch Turgorkraft verlängert wird, und so zur Einschaltung eines cylindrischen Zellhautstückes führt [3]).

Ist nun auch kein Fall sicher gestellt, in welchem ohne äussere Dehnung Flächenwachsthum der Zellhaut zu Stande kommt, so könnte solches doch sehr wohl vorkommen, und man kann nicht behaupten, dass er z. B. in den unter Druckspannung stehenden Zellen nie realisirt ist. Jedenfalls aber bedarf es zum Wachsen organisirter Körper nicht immer einer äusseren Dehnkraft, und

---

1) Pfeffer, Period. Bewegungen [illegible], p. [illegible].
2) Pfeffer, Osmot. Unters. [illegible], p. [illegible].
3) Vgl. Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung [illegible], III. Aufl., p. [illegible].

für Stärkekörner muss die Spannung durch Wachsthum der vereinigten Schichten zu Stande kommen, und müssen selbst entgegen einem äusseren Druck durch Einschiebung von Substanz, Micellen auseinander getrieben werden. Das muss aber auch geschehen, falls die Zellhaut durch Intussusception in die Dicke wächst, hierbei den mit der vollen Turgorkraft angepressten Protoplasmakörper vor sich herschiebt, und diesen in sich stark verdickenden Zellen öfters auf ein ziemlich enges Lumen einengt. Selbst wenn, wie ich vermuthe, Dickenwachsthum häufig durch Apposition zu Stande kommt, so findet hierbei doch immerhin ein Dickenwachsthum entgegen einem Drucke statt.

Wie in Internodien eine namhafte Verdickung erst nach Vollendung des Längenwachsthums zu beginnen pflegt, besteht auch eine analoge Correlation zwischen Verdickung und Flächenwachsthum der Zellwand, indem jene erst, oder wenigstens erst namhaft ihren Anfang nimmt, nachdem das Flächenwachsthum verlangsamt, resp. beendigt ist[1]). Auch kann die Verdickung der Zellwand sich steigern, wenn die Vergrösserung der Zellen eingeschränkt wird. So findet man in vielen Bäumen die kleinen Herbstholzzellen starkwandiger als die grösseren Zellen des Frühjahrsholzes, dem jene aber ähnlich werden, sobald sie in Folge verringerten Rindendruckes die Gestaltung der Frühjahrsholzzellen annehmen (vgl. II, § 36). Es macht also den Eindruck, als ob mit Einschränkung des Flächenwachsthums das disponible Nährmaterial zu Verdickung der Wandung Verwendung finde. Indess ist nicht anzunehmen, dass zwar dauernd eine Verdickung thätig sei, ihr Erfolg indess durch mechanische Dehnung der Membran verhindert werde. Denn wenn auch dieser Factor mit wirksam sein mag, so muss doch nach den vorherigen Erwägungen das Flächenwachsthum der Regel nach noch nicht durch einfaches plastisches Ausziehen von Membranen, sondern durch Einschiebung von Zellhautsubstanz vermittelt werden. Uebrigens ist auch bei Bildung künstlicher Niederschlagsmembranen unverkennbar, dass lebhaftes Flächenwachsthum der Verdickung hinderlich ist.

Die näheren Urschen, welchen besagte Correlation entspringt, sind noch aufzudecken. Voraussichtlich spielt die Beschlagnahme des Nährmaterials durch das Flächenwachsthum eine Rolle. Mit Beendigung dieses werden sich aber auch die micellare Structur und damit die von dieser abhängigen Molecularwirkungen ändern, so wie ja auch in der Stärke Verlangsamung des Wachsens Verdichtung der Substanz zur Folge hat. Welche Modificationen in der Zellhaut vorgehen, ist noch nicht näher ermittelt. Hofmeister's Annahme (l. c., p. 359), das Dickenwachsthum sei eine Folge davon, dass die grösseren Achsen der Micellen senkrecht gegen die Zellhautfläche orientirt wurden, ist eine mögliche, indess nicht nothwendige und durch thatsächliche Erfahrungen nicht zu stützende Hypothese. Ein mitwirkender Factor kann offenbar auch eine Verringerung des Turgors werden, die indess keineswegs eine nothwendige Bedingung für Beginn des Dickenwachsthums ist. Indem das Protoplasma gegen die Zellhautwandungen gepresst ist, der andere Zellen oder der eventuell eine Cuticularschicht als Widerlage dienen[2]), wirkt dieser Druck der Quellung der

---

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 359.
2) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 217.

Haut in radialer Richtung entgegen, und erschwert somit die Einlagerung von Substanz in dieser Richtung. Bei Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand entsteht sogar bei Algen öfter ein neues Zellwandstück um den contrahirten Theil des Protoplasmakörpers [1]), welches durch Wachsthum der alten Zellhaut apponirt werden kann, wie ich bei Vaucheria beobachtete.

Ausser den schon angedeuteten Beispielen lehren noch vielfache andere Erfahrungen, dass mit der Dehnung das Flächenwachsthum der Haut vermindert wird, gleichviel, ob die Verringerung der Dehnung erzielt wird durch Herabdrückung der aus Turgor oder Gewebespannung entspringenden Zugkräfte oder durch einen entsprechenden Gegendruck. Umgekehrt ist auch Beschleunigung des Wachsens durch gesteigerte Dehnung für viele Fälle bekannt. Da diese Beispiele an anderen Stellen zur Besprechung kommen, so sei hier nur auf einige hingewiesen. Verlangsamt wird das Wachsen, wenn die Turgorkraft durch Welken oder durch Salzlösungen verringert wird (II, § 35). Die hemmende Wirkung eines Gegendruckes lehrt das im Gewebeverband in seinem Wachsthum gehemmte Mark, ebenso die Ausbildung der Jahresringe (II, § 36). Mit Aufhebung oder Verminderung des Gegendruckes beginnt Wachsthum von Zellen, welches zur Bildung des Callus, der Thyllen (II, § 36) führt und das Wachsthum der andernfalls senkrecht verharrenden Querwände von Spirogyra veranlasst. Eine entsprechend zunehmende Turgorkraft wird nicht nur in den oben erwähnten Bohnengelenken, sondern vielfach in geotropischen und heliotropischen Beugungen die Ursache des diese erzeugenden Wachsthums (II, § 67).

Bei äusseren Eingriffen obiger und anderer Art können natürlich ausser der Dehnkraft andere für Wachsthum bedeutungsvolle Factoren variiren, und so kann unter Umständen als Resultante ein anderes Resultat erhalten werden, als die Zugkraft allein es erstrebte. So scheint das Wachsthum durch Anbringung eines spannenden Gewichts irgendwie beeinflusst zu werden, da hierdurch, trotz des vermehrten Zuges, nach Baranetzky [2]) eine Verlangsamung des Längenwachsthums erzielt wird. Durch Variationen des Gewichtes zwischen 2,5 und 35 gr wurde dabei die Wachsthumsschnelligkeit nicht merklich beeinflusst. Solche und andere auslösende Wirkungen können hier nicht berührt werden, wo wir uns an die unmittelbaren mechanischen Ursachen des Wachsens zu halten haben. Von den zunächst für Wachsthum maassgebenden Factoren ist aber, wie namentlich in Kap. II u. III (Bd. II) behandelt wurde, die Qualität und die Dicke der Wandung gleichfalls mit dem Entwicklungsgang, sowie in Folge äusserer Einwirkungen veränderlich und das Gleiche gilt auch hinsichtlich des zum Wachsthum dienenden Nährmaterials, ebenso hinsichtlich der aus Turgor, Gewebespannung u. s. w. entspringenden Zug- und Druckkräfte.

Die mechanischen Ursachen, durch welche das Wachsthum beschleunigt, verlangsamt oder zum Stillstand gebracht wird, sind also nicht jedesmal dieselben und müssen für jeden speziellen Fall ermittelt werden. Nachweislich kann durch jeden einzelnen der obengenannten Factoren das Wachsthum sogar zum Stillstand gebracht werden, häufig wirken aber auch mehrere Factoren gleichzeitig zusammen. Auf einzelne Fälle kann hier nicht eingegangen werden, da solche schon in den vorigen Kapiteln erwähnt sind und ferner in den folgenden Kapiteln bei Besprechung von einzelnen Wachsthumsvorgängen die bestimmenden Factoren, soweit solche bekannt sind, Erwähnung finden.

Die mechanischen Ursachen, durch welche frei lebende einzelne Zellen oder auch die Zellen in einem Algenfaden nicht Kugel-, resp. Tonnenform annehmen, sind noch keiner kritischen Prüfung unterzogen. Sicher sind aber diese Ursachen gleichfalls nicht in jedem Falle dieselben, resp. dieselben Combinationen. Insbesondere werden hier Molecularstructur der Zellhaut und die nicht überall gleiche Zufuhr von Nährmaterial in mannigfacher Verwicklung wirksame Factoren sein. Im Gewebeverband kommen die hieraus entspringenden Beeinflussungen mit in Betracht. Dass Druck- und Zugverhältnisse die Gestaltung der Zellen modificiren, kann jeder Schnitt aus einem wachsenden Pflanzengewebe lehren.

---

1) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 286.

2) Die tägl. Periodicität d. Längenwachsthums, 1879, p. 20. Separatabz. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII sér., Bd. 27.

Wie Zug, Druck, Mangel oder Vorhandensein von Nährmaterial für sich oder in Combinationen auf Wachsthum und Gestaltung wirken, können recht wohl die aus künstlichen Niederschlagsmembranen gebildeten Zellen bei Herstellung der gewünschten Bedingungen lehren. Nur darf man nicht vergessen, dass die erzielten Gestaltungen nur für bestimmte Prämissen gelten und ähnliche Gestaltungen mit verschiedenen Mitteln zu erreichen sind[1]).

Kapitel V.

Die Zuwachsbewegung.

Abschnitt I. Verlauf des Wachsens unter constanten Bedingungen.

§ 16. Während wir in den folgenden Abschnitten den Verlauf des Wachsens verfolgen, nehmen wir, wie in der Einleitung (I, p. 6) hervorgehoben wurde, den Complex von ererbten Eigenschaften als gegeben hin, vermöge welcher die Pflanze und ihre Theile ihre spezifische Gestaltung erreichen, und geben naturgemäss nicht eine einfache morphologische Schilderung des Entwicklungsganges. Unsere Aufgabe beschränkt sich also darauf, den Verlauf der Zuwachsbewegung unter constanten und veränderlichen äusseren Bedingungen im Allgemeinen zu verfolgen und, soweit bekannt, die vermittelnden mechanischen Ursachen darzulegen. Eine Reihe von Wachsthumsvorgängen, die Krümmungsbewegungen verschiedener Art erzeugen, findet übrigens hier nur beiläufige Berücksichtigung, da jene als die Ursachen von Bewegungsvorgängen in den diese behandelnden Kapiteln besprochen werden.

Wie das Leben, ist natürlich auch alle Zuwachsbewegung zeitlich begrenzt, doch haben oft lange vor dem Tode einzelne Glieder der Pflanze ihre endliche Grösse erreicht. Dies gilt ebensowohl für die überhaupt nur begrenzt wachsenden Blätter, Haare, als für sich dauernd verlängernde Stengel, Wurzeln u. s. w., an denen nur jugendlichere Zonen, nicht aber ältere Partien den Zuwachs vermitteln. Freilich kann nach Beendigung des Längenwachsthums eines Internodiums oder eines Wurzeltheils das Dickenwachsthum noch fortdauern, indess sind hierbei gleichfalls nur cambiale und jugendlichere Partien des Holzes und der Rinde betheiligt, während der Durchmesser des älteren Holzkörpers unverändert bleibt, und von Jahr zu Jahr sich demselben neue, nicht mehr wachsende Holzlagen anschliessen.

Die ganze Masse eines jugendlichen Embryos oder eines eben angelegten Pflanzenorganes ist zunächst in Wachsthum begriffen, zumeist gehen dann aber früher oder später gewisse Partien in einen Dauerzustand über, während andere Zonen sich noch weiter vergrössern. Diese werden weiterhin in den begrenzt

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 219, Anmerkg.

wachsenden Organen früher oder später Dauergewebe, während bei unbegrenztem Wachsthum zwar auch gewisse Partien fortwährend ihr Wachsthum einstellen, eine Zone sich aber dauernd im wachsthumsfähigen und bildungsthätigen Zustand erhält, eine Zone, deren dem Entwicklungsstadium nach jugendlichste Theil Vegetationspunct genannt wird.

Fassen wir als concreten Fall den Vegetationspunct an der Spitze des Stengels oder der Wurzel eines phanerogamischen Gewächses ins Auge, der bekanntlich aus Urmeristem besteht, welches durch Theilung die Zellen schafft, aus denen die differenzirten Gewebe des Stengels hervorgehen. Dieser Uebergang vollzieht sich nur allmählich, wird unterhalb des Vegetationspunctes eben bemerklich, und erst ferner von diesem ist die Gewebedifferenzirung vollendet. Während dessen geht aber ein mit Zellstreckung und Zellvermehrung verbundenes bedeutendes Längenwachsthum vor sich, so dass eine durch zwei Querschnitte begrenzte Platte aus Urmeristem ein 100 bis 1000mal so langes Internodium liefern kann. Im Urmeristem erhält sich also das Bildungsgewebe, welches einst den ganzen jugendlichen Embryo constituirte, und wie von diesem die ganze Pflanze, so stammt der von einem ältern Entwicklungsstadium ab bemessene Zuwachs vom Urmeristem des Vegetationspunctes ab. Freilich wird in diesem selbst zunächst nur ein sehr kleiner Bruchtheil des Längenzuwachses erreicht, da letzteres vorzugsweise durch Streckung und Umbildung der aus dem Urmeristem austretenden Gewebeplatten vermittelt wird.

Analogen Verlauf der Zuwachsbewegung bieten die mit Scheitelzelle wachsenden und einzellige Pflanzen mit ausgeprägtem Scheitelwachsthum. Denn wird z. B. durch Zweitheilung der cylindrischen Scheitelzelle von Pterothamnion, Conferva oder anderen Algenfäden ein Segment abgeschnitten, so kommt, durch weitere Streckung dieses, Längenwachsthum der Alge zu Wege, und ebenso verlängern sich die bei einzelligen Algen (Vaucheria, Caulerpa) hinter dem Scheitel liegenden Zonen, so dass zwei Puncte auf der Zellhaut noch weit auseinanderrücken, ehe sie constante Entfernung bewahren. Den jugendlichsten Theil des Scheitels wird man hier gleichfalls Vegetationspunct nennen, der somit durchaus nicht ein Zellcomplex oder eine bestimmte einzelne Zelle zu sein braucht, übrigens der Natur der Sache nach auch bei Phanerogamen nicht scharf gegen die dem Urmeristem sich anschliessenden Zellen abgegrenzt ist.

Der Vegetationspunct bildet aber nicht immer die Spitze eines Organs, sondern kann mehr oder weniger entfernt von dieser, selbst an die Basis eines Pflanzengliedes zu liegen kommen. Solche intercalare Vegetationspuncte und Vegetationszonen finden sich vielfach, u. a. im basalen Theil der Blüthenschäfte vieler Liliaceen, der Blätter vieler Monocotylen, bei manchen Phycochromaceen, Draparnaldieen und Phaeosporeen u. s. w. Auch an der Wurzelspitze schafft der bedeckte Vegetationspunct, sowohl für den Wurzelkörper als für die Wurzelhaube, die den Zuwachs vermittelnden Zellen, und im Cambiumring ist der Vegetationspunct zu einem intercalaren Vegetationscylinder erweitert. Durch das hinter der Spitze des Pflanzentheils sich vollziehende Wachsthum wird jene vorwärts gestossen, und solches geschieht sowohl bei intercalarer als bei apicaler Lage des Vegetationspunctes, da die von diesem producirten Gewebeplatten noch bedeutende Streckung, also intercalares Wachsthum der zwischen den ausgewachsenen Theilen und dem Vegetationspunct liegenden Zonen erzielen.

Durch solches Wachsthum wird somit auch die Spitze einer Wurzel, eines Wurzelhaares, eines Rhizoms in den Boden getrieben.

Während so der Vegetationspunct fortgestossen wird, trägt er häufig nur sehr wenig zur Verlängerung des Ganzen bei, ja kann seine Thätigkeit vorübergehend oder dauernd eingestellt haben. So wächst ja der Vegetationspunct zunächst kaum in Knospen, welche nach winterlicher Ruhe im Frühjahr die im Herbst angelegten Blätter in acropetaler Folge entfalten, um weiterhin wieder seine Thätigkeit aufzunehmen[1]). Diese geht aber vielfach, so bei allen begrenzt wachsenden Organen, früher oder später verloren, während intercalares und durch Umbildung des im Vegetationspunct gegebenen Gewebes auch apicales Wachsthum noch längere oder kürzere Zeit fortdauert. Hierbei kann sich, muss sich aber nicht ein intercalarer Vegetationspunct ausbilden, und wo ein solcher besteht, ist allgemein in einem Jugendzustand des Organes die Spitze einmal Urmeristem, vielleicht auch längere Zeit ein thätiger apicaler Vegetationspunct gewesen. Die zumeist frühzeitig ihr Spitzenwachsthum einstellenden Blätter, ferner begrenzt wachsende Stengel, Thallome von Algen u. s. w. liefern für Obiges, auch für die Ausbildungen intercalarer Vegetationspuncte, Beispiele, auf die ich im Näheren hier nicht eingehen kann.

Gewebe, die zwar den Character des Urmeristems vollständig verloren, vermögen dennoch wieder normal thätige Vegetationspuncte auszubilden. Besonders augenscheinlich tritt solches uns entgegen, wenn in Folge von Verletzungen adventive Wurzeln oder Knospen, oder peridermbildende Meristeme in Geweben ihren Ursprung nehmen, die ohne solche Eingriffe ihren Ruhezustand dauernd bewahrt haben würden, obgleich sie, wie der Erfolg lehrt, Wachsthumsfähigkeit besassen. Die so entstehenden Vegetationspuncte könnte man, wie die nicht direct aus dem Urmeristem abstammenden Wurzeln, Knospen u. s. w. adventive Vegetationszonen nennen.

Die mannigfache Gestaltung der Pflanze und ihrer Glieder lehrt unmittelbar, dass das Wachsthum nach verschiedenen Achsen ungleich ausgiebig ist, und in dieser Hinsicht auch zeitliche Differenzen bestehen, indem z. B. ein Stengel erst nach vollendetem Längenwachsthum sich ansehnlich zu verdicken beginnt. Selten, z. B. wenn die Pflanze dauernd ihre Kugelgestalt bewahrt, findet eine nach allen Richtungen gleiche Zuwachsbewegung statt. Ist morphologisch eine Längsachse (Hauptachse oder schlechthin Achse) unterscheidbar, so nennen wir das in die Richtung dieser fallende Wachsthum Längenwachsthum, das senkrecht hinzu gerichtete Wachsthum radiales, Dicken- oder Breiten-Wachsthum. Die Zuwachsbewegung ist in längsgestreckten Organen natürlich am ausgiebigsten in Richtung der Hauptachse, kann aber auch in Richtung dieser gering sein, wie u. a. bei Zwiebeln, Knollen, bei Blättern von Lourea vespertilionis u. a., die breiter als lang sind, oder bei den auf sehr kurzem Stiel (der Hauptachse) wie ein Schirmdach sich ausbreitenden Haaren von Elaeagnus und den ähnlich sich verhaltenden Scheiben von Coleochaete. Die Hauptachse ist in höheren Pflanzen im Allgemeinen unzweifelhaft als die das Bildungscentrum der Querschnitte verbindende, also nicht immer mit dem geometrischen Mittelpunct

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 75.

zusammenfallende Linie bestimmt. Näher kann hier auf diese mehr in das Gebiet der Morphologie gehörige Frage nicht eingegangen werden [1].

Die allgemeinsten Erfahrungen lehren leicht, dass zeitliche Dauer, Schnelligkeit und endliche Ausgiebigkeit des Wachsens auch bei constanten Bedingungen spezifisch different sind. Wachsthumsschnelligkeit oder Wachthumsgeschwindigkeit [2] nennen wir die Zuwachsbewegung der Längeneinheit in der Zeiteinheit, und erhalten demgemäss die mittlere Wachsthumsschnelligkeit eines Stengels, einer Wurzel u. s. w., indem wir den Gesammtzuwachs in der Zeiteinheit durch die Länge der wachsenden Zone dividiren. Als Function der Zeit und der Wachsthumsschnelligkeit ergibt sich der endliche Zuwachs, die Zuwachsgrösse oder die Wachsthumsenergie [3], welche gleichfalls spezifisch different ist, denn z. B. gleich hohe Querplatten aus Urmeristem der Vegetationspuncte verschiedener Pflanzen können in ausgewachsenem Zustand Stengelstücke von wesentlich ungleicher Länge werden.

Gleichviel ob wir den Entwicklungsgang der ganzen Pflanze, eines einzelnen Organes dieser, einer bestimmten Gewebeplatte des Urmeristems, einer einzelnen Zelle oder eines Flächenelementes der Zellhaut ins Auge fassen, allgemein muss nothwendig die Wachsthumsschnelligkeit zwischen Beginn und Beendigung des Wachsens ein Maximum erreichen. So weit näher bekannt, liefert, constante Bedingungen vorausgesetzt, die graphische Darstellung erfahrungsgemäss der Regel nach', ja vielleicht immer keine gleichmässig steigende und fallende Curve, zeigt dagegen mehr oder weniger ausgeprägte secundäre Maxima und Minima, und zudem für verschiedene Pflanzen und Pflanzenglieder spezifisch verschiedenen Verlauf. Diesen aus inneren Eigenschaften entspringenden Wachsthumsverlauf werden wir die Entwicklungsperiode, oder mit Sachs [4] die grosse Periode oder grosse Curve des Wachsens der ganzen Pflanze, eines Blattes, einer Zelle u. s. w. nennen.

Eine Entwicklungsperiode im obigen Sinne hat überhaupt jede aus inneren Eigenschaften entspringende Function des Pflanzenkörpers. Denn jede Thätigkeit hat einen Anfang und ein Ende, beginnt ferner und endet nicht urplötzlich, wenn vielleicht auch die Curven sehr steil aufsteigen oder sich senken. Die Maxima verschiedener Functionen müssen natürlich zeitlich nicht zusammenfallen. So pflegt in einem gegebenen Internodium das Dickenwachsthum erst nach vollendetem Längenwachsthum seine grösste Ausgiebigkeit zu erlangen, und die Production organischer Substanz in den schon ausgewachsenen Blättern ein Maximum zu erreichen. Ein solches bieten auch Athmung, Aufnahme anorganischer Stoffe, Reizempfänglichkeit, kurz die verschiedensten

---

1) Vgl. Sachs, l. c., p. 101.

2) de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 632. Dieser Ausdruck ist dem von Askenasy (Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg 1878, Bd. 2, p. 10) benutzten »Wachsthumsintensität« vorzuziehen, da die mechanische Arbeit bei gleichem Zuwachs wesentlich verschieden sein kann. Den Begriff, welchen Askenasy (l. c., p. 11) mit Wachsthumsschnelligkeit verbindet, lasse ich hier, weil von keiner praktischen Bedeutung, unerörtert.

3) Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 731.

4) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, p. 102. Diese grosse Periode umfasst die ganze Zeitdauer des Wachsens und somit sind andere Periodicitäten dieses in jener grossen Curve eingeschlossen.

Functionen, und anders ist es ja auch nicht, wenn wir den Entwicklungsgang des Menschen, die Ausbildung seiner geistigen und körperlichen Fähigkeiten verfolgen.

Der Vergleich gleichnamiger Organe zeigt, dass die Wachsthumsenergie ebenfalls eine grosse Periode aufzuweisen hat. Denn z. B. pflegen an dem Hauptstamm, wie an den einzelnen Seitenästen die Internodien, ebenso die Blätter [1]) von der Basis ab an Grösse zuzunehmen, an der Spitze aber endlich wieder abzunehmen. Ferner werden Seitenäste und Seitenwurzeln gegen die Spitze der bezüglichen Tragachsen hin zumeist kleiner, und die in den Jahresringen gelieferten Holzzuwachse erreichen in einem gewissen Alter des Baumes ein Maximum. Selbst die mittlere Länge der Zellen nimmt nach Sanio [2]) im Stamme und ebenso in den Aesten von Pinus sylvestris, von der Basis ab gerechnet, an Länge zu, um in gewissen Internodien ein Maximum zu erreichen und weiterhin wieder zurückzugehen.

Sämmtliche obige Betrachtungen über Gestaltung und Verlauf des Wachsens gelten ebensowohl für die aus Gewebecomplexen aufgebauten Pflanzen, als für die aus einer Zellkette oder nur aus einer Zelle bestehenden Algen und Pilze [3]). Das Wachsen hängt also nicht ab von der Zelltheilung, wohl aber ist diese durch jenes bedingt, da ja in jedem Falle erst durch Wachsthum der für Fächerung durch Wandungen geeignete Raum geschaffen wird. Demnach ist auch die Gestaltung eine Folge des spezifischen Wachsens, dem in der für jede Pflanze bestimmten Weise die Theilung der Zellen folgt. Doch auch ohne diese ist eine immerhin weitgehende Gliederung möglich, und die verschiedenen Arten des einzelligen Genus Caulerpa bieten eine viel weitergehende Differenzirung der äusserlichen Gestaltung, als nicht wenige aus vielen Zellen aufgebaute Algenkörper [4]). Die Fächerung durch Zellen ist allerdings für die Organismen nach mehr als einer Hinsicht bedeutungsvoll. So wird erst durch solche Fächerung die Festigkeit gewonnen, deren die grösseren Pflanzen bedürfen, und zu deren Erreichung in den verhältnissmässig grossen Zellen von Caulerpa aussteifende Querbalken aus Zellhautmasse dienen (II, § 2). Ausserdem wird mit der Separirung der einzelnen Protoplasmakörper die Einschaltung luftführender Räume u. s. w., die Möglichkeit einer weiteren Arbeitstheilung gewonnen, welche übrigens auch in den einzelligen Organismen (Caulerpa, Mucor u. a.) keineswegs mangelt.

Auf die grosse Periode der Wachsthumsenergie, welche in differenter Grösse gleichnamiger Glieder desselben Individuums ausgesprochen ist, soll hier nicht näher eingegangen und nur Einiges hinsichtlich dieser Grössen oder Längenperiode [5]) der Internodien mit-

---

1) Es ist dieses seit Goethe's Metamorphosenlehre bekannt.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 7, p. 402.

3) Die von Sachs (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 197, Anmerkg.) vorgeschlagene Bezeichnung »nichtcelluläre Pflanzen« adoptire ich für die einzelligen Pflanzen nicht, in denen factisch, wie in anderen Zellen, der zum Wesen einer Zelle gehörige lebendige Protoplasmakörper lebt. Vgl. auch Schmitz, Ueber die Zellkerne d. Thallophyten in Sitzungsb. d. niederrhein. Ges. zu Bonn 4. Aug. 1879, p. 6 d. Separatabz.

4) Vgl. Cramer, Ueber hochdifferenzirte ein- u. wenigzellige Pflanzen in Sitzungsb. d. naturf. Ges. zu Zürich 9. Dez. 1878.

5) Diesen Ausdruck benutzte Moll, De invloed van Celdeeling en Celstrekking op den Groei, 1876.

getheilt werden. Die bezüglichen Thatsachen waren schon Hales[1]) an Holzpflanzen bekannt, wurden dann von Münter[2]) und von Moll (l. c.) näher verfolgt. Uebrigens ist an jedem Zweige einer Linde, eines Ahorns, einer Rosskastanie die geringere Grösse der basalen und apicalen Internodien eines Jahrestriebes zu bemerken. Diese fand u. a. Moll (l. c., p. 9) bei Cytisus Laburnum 6,0 und 14,5 mm, das grösste mittlere Internodium aber 64,0 mm lang. Aehnliche Verhältnisse bieten aus Zellketten bestehende Algen, an deren Seitenästen öfters die basale Zelle kleiner ist, wie dieses u. a. Nägeli[3]) für Pterothamnion plumula und floccosum fand. Uebrigens gibt es auch Ausnahmen, und die apicalen Internodien, resp. Zellen, können in gewissen Pflanzen die längsten sein.

Es ist noch nicht kritisch untersucht, ob jene Grössendifferenzen allein von der Wachsthumsenergie abhängen oder ob nicht die Anlage der kleineren Internodien ursprünglich schon kleiner ausfiel, indem eine kürzere Querplatte aus Urparenchym zu deren Bildung verwandt wurde. Harting[4]) und ebenso Moll nehmen eine geringere Wachsthumsenergie als Ursache an, ohne sichere Beweise zu liefern. Solche bieten auch nicht die Messungen Moll's (l. c., p. 57), nach denen gleichnamige Zellen in den kleineren Internodien ein klein wenig kürzer, als in den längeren Internodien sind, jedoch einen verhältnissmässig weit geringeren Längenunterschied besitzen, als die Internodien selbst, so dass also diese auch dann noch an Länge differiren würden, wenn durch Zellstreckung der bezügliche Längenunterschied der Zellen zur Ausgleichung käme. Uebrigens ist Moll's Ausspruch, die Längenperiode der Internodien sei ein Erfolg der Zelltheilung, incorrect, da diese letztere eine Folge des Wachsthums ist und demgemäss auch ohne Zelltheilung in Algeninternodien die analoge Grössenperiode besteht.

Die grosse Periode der Zuwachsbewegung.

§ 17. Werden wachsende Pflanzentheile durch äquidistante Tuschmarken in etwa 1 mm lange Zonen getheilt, so sind diese nach einiger Zeit in ungleichem Grade verlängert, da eben ein wachsender Pflanzentheil aus schneller und langsamer wachsenden Partien zusammengesetzt ist. Im Allgemeinen nimmt die aus dem Auseinanderrücken der Tuschmarken sich ergebende Wachsthumsgeschwindigkeit von dem Vegetationspunkt ab zu, erreicht näher oder ferner von diesem ein Maximum, um dann wieder bis zu den nicht mehr wachsenden Theilen des Pflanzenkörpers abzunehmen (Fig. 6). Die Curve bietet in manchen Fällen ein einzelnes Hauptmaximum, in anderen Fällen aber sehr ausgesprochene secundäre Maxima. Letzteres trifft u. a. bei allen in Nodien und Internodien gegliederten Stengeln, ersteres bei Wurzeln zu, an die, wie überhaupt an die nur ein Fallen und Steigen der bezüglichen Curve zeigenden Objecte wir uns zunächst halten wollen. Auch fassen wir in diesem Paragraphen speziell den Verlauf des Längenwachsthums bei apicalem Vegetationspuncte ins Auge, doch schliesst sich an diese, soweit die bisherigen Erfahrungen ein Urtheil erlauben, das von intercalaren Vegetationszonen ausgehende Wachsthum an.

Die durch die Fig. 6 ausgedrückte Vertheilung der Wachsthumsschnelligkeit in der Wurzel erklärt sich daraus, dass jedes vom Vegetationspunkt aus dem Wurzelkörper angesetzte Zuwachselement (hier also eine Querplatte aus

---

1) Statik d. Gewächse 1748, p. 184. Vgl. auch Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 144.

2) Bot. Ztg. 1843, p. 7.

3) Pflanzenphys. Unters. von Nägeli u. Cramer 1855, Bd. I, Taf. V u. VI. Vgl. auch Askenasy, l. c., p. 30.

4) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 550.

Urmeristem) dieselbe Entwicklungsperiode durchläuft, also zunächst eine Steigerung, späterhin eine Abnahme der Wachsthumsschnelligkeit aufzuweisen hat. So wird nach einem gewissen Zeitintervall die Zone 1 (richtiger ein Theil der aus dieser hervorgehenden Zone) die Lage und die Wachsthumsschnelligkeit von Zone 2, später von Zone 3 u. s. w. erreicht haben. Inzwischen aber wurden weitere, vom Vegetationspunkt erzeugte Zuwachselemente fortgebildet, so dass die Zone maximaler Wachsthumsschnelligkeit sich dauernd in gleichem Abstand von dem Wurzelscheitel erhält und die Länge der wachsenden Zone dieselbe bleibt, indem fortwährend ältere Partien der Wachsthumszone in Dauergewebe übergehen.



Fig. 6. Auf die Wurzel dieser Keimpflanze waren äquidistante (1 mm) Tuschmarken aufgetragen, die sich nach 8 Stunden, während welcher die Wurzel in Wasser tauchte, in der durch die Figur wiedergegebenen gegenseitigen Entfernung befanden. Der grösste Zuwachs liegt hiernach in Zone 4, Zone 9 ist noch etwas, Zone 10 nicht mehr gewachsen.

Die Wachsthumsgeschwindigkeit, welche ein Zuwachselement bis zum Uebergang in Dauergewebe successive durchzumachen hat, wird also durch die in den Zonen 1, 2, 3 u. s. w. herrschende Wachsthumsgeschwindigkeit angezeigt. Vorausgesetzt, dass diese mit äusseren Bedingungen in allen Zonen sich in gleichem Verhältniss ändert, bleibt die gleiche Relation bestehen, wenn auch die Zuwachsschnelligkeit gesteigert oder verlangsamt wird, und demgemäss ein Zuwachselement seine grosse Periode in kürzerer oder längerer Zeit durchläuft. In diesem Sinne wird also die grosse Periode eines Zuwachselements unabhängig von der mit der Temperatur und anderen Einwirkungen veränderlichen zeitlichen Dauer gekennzeichnet. Die Länge der wachsenden Zone ist natürlich abhängig von der Zahl der gleichzeitig wachsenden Zuwachselemente und der Vergrösserung, welche diese erreichen. Denn würde z. B. die grosse Periode eines Zuwachselementes, das durch Zone 1 in Fig. 6 repräsentirt sein mag, dieselbe bleiben, während des Verlaufs jener aber öfters, als in der Wurzel von Vicia faba, ein Zuwachselement von der Beschaffenheit der Zone 1 nachgeschoben, so wäre eine Verlängerung der Wachsthumszone eine nothwendige Folge, ebenso wenn bei gleicher Production von Zuwachselementen eine jede Querplatte auf grössere Länge als in der Figur heranwüchse.

Die relative Zuwachsbewegung in der wachsenden Partie einer Pflanze kann auch aus natürlich gegebenen Marken ermittelt werden. Wenn z. B. in einem aus aneinandergereihten Zellen bestehenden Algenfaden oder Pilzfaden die successive von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente gleiche Grösse haben und durch fernere Streckung zu gleicher endlicher Länge heranwachsen, so ist natürlich ihr Wachsthum beendigt, sobald sie die Grösse der älteren Gliederzellen des Fadens erreichen. In der nebenstehenden schematischen Figur 7 würde somit Segment 4, das die Grösse von 5 erreichte, ausgewachsen sein. Nach einer gewissen Zeit wird Segment 3 = 4, 2 = 3, 1 = 2 geworden, ein neugebildetes Segment 1′ aber an Stelle von 1 getreten sein, und die Differenzen 4—3, 3—2, 2—1 ergeben somit die Zuwachse der bezüglichen Segmente in

Fig. 7.

dieser Zeit, in welcher zugleich ein neues Segment (Zuwachselement) dem Faden als Baustein angesetzt wurde. Durch Division des gefundenen Zuwachses eines Segments durch die Ausgangslänge dieses (z. B. $\frac{3-2}{2}$) ergibt sich die mittlere Wachsthumsschnelligkeit für die fragliche Zone, in dem zwischen der Theilung der Scheitelzelle verstreichenden, also zur Neubildung eines Segments nöthigen Zeitintervall. Während dieses ist der Gesammtzuwachs des Fadens gleich der Länge eines ausgewachsenen Segments. Man ersieht dieses leicht, wenn man beachtet, dass Scheitelzelle und Segmente des Fadens wieder die ursprüngliche Gestaltung erreichten, die Ziffern der früheren Segmente aber je um 1 erhöht werden müssen, also ein weiteres ausgewachsenes Segment der nicht wachsenden Zone hinzugefügt wurde.

Ein solcher Zuwachs um ein ausgebildetes Segment wird natürlich nach Gunst oder Ungunst äusserer Einflüsse kürzere oder längere Zeit erfordern, doch wird, wieder relativ gleiche Beeinflussung des Wachsthums aller Zonen vorausgesetzt, das Verhältniss der Wachsthumsschnelligkeit der einzelnen Segmente und der Scheitelzelle unverändert bleiben, und in dem zwischen Bildung zweier Segmente verlaufenden Intervall wäre somit ein von absoluter Zeit und von äusseren Verhältnissen unabhängiges Maass für die Beurtheilung der Zuwachsbewegung gegeben. Der Versuch Askenasy's, auf diesem Wege ein von der absoluten Zuwachsschnelligkeit unabhängiges Maass für die Beurtheilung der Zuwachsbewegung zu finden, ist sehr beachtenswerth, indess nicht von höherer practischer Bedeutung. Denn die supponirte Voraussetzung, die Zuwachsbewegung werde in allen Theilen in relativ gleichem Maasse beeinflusst, trifft nicht, sicher nicht für alle Fälle zu, und dieserhalb erreichen auch Segmente (desgleichen Internodien u. s. w.) unter verschiedenen äusseren Verhältnissen ungleiche Längen. Aber auch aus inneren Ursachen, als Folge der Entwicklungsperiode, schwankt die Länge der Gliederzellen, der Internodien u. s. w., differirt übrigens in der Mitte von Algenfäden und Stengeln höherer Pflanzen namentlich dann nicht ansehnlich, wenn das bezügliche Organ aus vielen Internodien aufgebaut wird.

In gleicher Weise kann auch die Distanz von Blättern oder Blattquirlen zur Ermittlung der Zuwachsbewegung in Stengeln benutzt werden. Auch würde natürlich Aehnliches, wie durch Einsetzung neuer Scheidewände in Algenfäden an Wurzeln, erreicht, wenn etwa 1 mm hinter der Spitze eine Marke aufgesetzt und dieses jedesmal wiederholt würde, nachdem die jüngste Marke sich 2 mm von der Spitze entfernt findet.

Ist aber ein Pflanzentheil nicht seiner ganzen Länge nach gleichartig gebaut, so wird im Allgemeinen die Entwicklungsperiode nicht für alle successiv gebildete Zuwachselemente gleichartig sein. Augenscheinlich zeigen solche Differenzen die in Nodien und Internodien deutlich gegliederten Stengel. Ein Blick auf die in der Knospe noch dicht genäherten Blattquirle von Hippuris, Galium u. s. w. lehrt sogleich, dass hier die Internodien in viel höherem Grade

1) Neue Methode, um die Vertheilung d. Wachsthumsintensität zu bestimmen, in Verhandl. d. naturh.-med. Vereins z. Heidelberg 1878, Bd. 2, p. 1 ff. Askenasy nennt ein solches Intervall ein »Plastochron«.

als die Nodien wachsen müssen, um eben diese auf die endliche Distanz auseinanderzurücken. Ebenso ist es u. a. bei Chara, in deren Scheitelzelle abwechselnd eine Nodium- und Internodiumzelle abgeschnitten wird, und diese zu erheblicher Länge heranwächst, während die Nodienzelle den relativ niedrig bleibenden Knoten bildet (vgl. Abbildg. in Sachs' Lehrbuch, IV. Aufl. p. 156).

In den einzelnen Zonen der Internodien kann wieder die Zuwachsbewegung einen ungleichen Verlauf haben, und in der That ist bekannt, dass vielfach entweder in obern, untern oder mittlern Zonen das Wachsthum relativ lange anhält. In den Stengelinternodien scheint, nach den Erfahrungen Grisebach's[1]), sogar ein ungleicher Verlauf der grossen Periode in einzelnen Zuwachselementen ein sehr gewöhnlicher Fall zu sein, und in späteren Wachsthumsphasen auch an solchen Internodien häufig bemerklich zu werden, an denen in jüngeren Stadien die Zuwachse für gleich grosse, durch Striche markirte Zonen gleich ausfiel. Ohne hier Einzelheiten mitzutheilen, erinnere ich an den evidenten Fall, dass eine intercalare Zone noch längere Zeit thätig bleibt, nachdem der grössere Theil des Internodiums bereits seine definitive Länge erreichte. Durch eine solche Zone an der Basis des Stengelgliedes von Polygonum orientale wird z. B. nach Grisebach die Einschaltung eines bis zu 3 Zoll langen Internodiumstückes besorgt. Auch an der Basis der Internodien von Gräsern, von Equisetum u. a. ist eine solche intercalare Vegetationsplatte gewisse Zeit thätig, während sie in anderen Pflanzen an der Spitze der Internodien zu finden ist. Da wo keine intercalaren Vegetationszonen sich erhalten, ist nach Grisebach ein nach dem Vegetationspunct fortschreitendes, also centripetales Erlöschen des Wachsthums in den Internodien am häufigsten (l. c., p. 284).

Gleiche Verhältnisse kommen ferner in nur einzelligen Internodien vor. Nach Nägeli[2]) wachsen die Seitenäste producirenden Zellen von Pterothamnion, plumula und floccosum zuerst im unteren, von der Scheitelzelle abgewandten Theil fast $2^1/_2$mal so schnell als im oberen Theil, in welchem in späteren Phasen der Entwicklung der Zuwachs am ausgiebigsten ist. Auf solche Zuwachsbewegung konnte Nägeli aus der mit der Entwicklung veränderlichen Entfernung eines in der Seitenwand befindlichen Tüpfelcanals von der oberen (nach der Spitze gerichteten), resp. unteren Begrenzungswand der Nodiumzelle dieser Algen schliessen. Eine ungleiche Vertheilung des Wachsthums in Zellen einer Fadenalge bietet u. a. auch Oedogonium, indem durch Dehnung eines zuvor angelegten Zellstoffringes ein cylindrisches Zellhautstück von relativ ansehnlicher Länge plötzlich eingeschaltet wird[3]).

Wird in obigen und andern Fällen die Wachsthumsschnelligkeit graphisch

---

1) Archiv f. Naturgesch. v. Erichson 1843, IX, Bd. 1, p. 275, u. 1844, X, Bd. 1, p. 134. — Weitere Lit. bei Harting, Linnaea 1847, Bd. 19, p. 479; Münter, Linnaea 1841, Bd. 15, p. 209, u. Bot. Ztg. 1843, p. 69; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instit. 1872, Bd. I, p. 127, u. Flora 1873, p. 323; Strehl, Unters. über Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotyl. Gliedes, 1874; Bennet, Botan. Jahresb. 1876, p. 743; Stebler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47 (für Blattwachsthum); Askenasy, 1878, l. c. — Zusammenfassungen bei Hofmeister, Allgem. Morphol. 1868, p. 417, 528.

2) Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Bd. I, p. 60.

3) Vgl. Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 546.

dargestellt, so erhält man natürlich eine verschiedene Maxima und Minima bietende Curve, die streckenweise sogar mit der Abscissenachse zusammenfallen kann, da u. a. in den intercalare Zonen ausbildenden Internodien wachsende Partien durch nicht mehr in die Länge wachsende Stücke getrennt sein können. Es ist dieser Curvenverlauf zunächst dadurch erzielt, dass die grosse Periode für die successiven Zuwachselemente nicht gleichartig ausfällt, aber auch die Wachsthumscurve jedes einzelnen Zuwachselements wird bei constanten äusseren Bedingungen vielfach, wahrscheinlich sogar allgemein secundäre Maxima und Minima bieten. Wenigstens wird durch eine solche Curve die Zuwachsbewegung der ganzen Pflanze und auch einzelner, durch Marken abgegrenzter, wachsender Zonen ausgedrückt, auch für die Wurzeln, in denen die aufeinander folgenden Zuwachselemente im Allgemeinen die grosse Periode in gleichartiger Weise durchlaufen (II, § 18). In Pflanzentheilen, die aus inneren Ursachen zeitweise ihr Wachsthum einstellen, wird natürlich auch die Wachsthumscurve der grossen Periode zeitweise auf Null herabsinken.

Die Zeitdauer der grossen Periode ist spezifisch und nach äusseren Verhältnissen verschieden. Die grosse Periode eines Stengels, einer Wurzel erstreckt sich über die ganze Zeit, in der noch Längenwachsthum thätig ist, somit für Bäume unter Umständen über 1000 und mehr Jahre. Andere Pflanzen und Pflanzenorgane durchlaufen ihren Entwicklungsgang schneller. Für die Fruchtträger von Schimmelpilzen ist das Wachsthum bald vollendet, und für Phycomyces nitens spielt sich z. B. die grosse Periode nach Vines[1]) in 24—30 Stunden ab. Viel kürzer ist offenbar die grosse Periode des Wachsthums der Spaltpilze, da eine Generationsdauer der schneller wachsenden Formen im Durchschnitt 25 Minuten beträgt[2]). Die grosse Periode eines Zuwachselementes wird in länger lebenden Pflanzen immer kürzer als die der ganzen Pflanze sein. Denn in dieser sind stets nur Zuwachselemente jüngeren Ursprungs im Wachsen, und in den in früher Jugend in Dauerzustand übergegangenen Zuwachsen ist im hohen Alter eines Baumes keine lebendige Zelle mehr zu finden.

Die Länge der wachsenden Zone bietet weitgehende spezifische und auch nicht unerhebliche individuelle Differenzen. Während an Stengeltheilen ein verhältnissmässig langes Stück im Wachsen begriffen ist, pflegt an den im Boden und Wasser lebenden Wurzeln die wachsende Partie relativ kurz zu sein, kann an Luftwurzeln aber erhebliche Länge erreichen. Im Stengel von Galium mollugo sind nach Askenasy (l. c., p. 74) 8—10 Internodien, vom Vegetationspunct ab gerechnet, in Wachsthum begriffen, und die wachsende Zone ist 2—4 cm ang. Nach demselben Autor ist die Anzahl im Wachsthum begriffener Internodien (J), resp. die Länge der wachsenden Zone (L): Aristolochia sipho J = 8—10, L = 40—50 cm; Elodea canadensis J = 40—50, L = 2—3 cm; Myriophyllum verticillatum J 25—30, L = 5—10 cm. Hippuris vulgaris hat sehr viele noch wachsende Internodien und eine Wachsthumszone von 20—30 cm Länge, dagegen kommt die noch längere Wachsthumszone von Aristolochia sipho zu Stande, indem die wenigen wachsenden Internodien sehr ansehnliche

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 136.
2) Buchner u. Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Febr. 1880, p. 375.

Länge erreichen[1]. Die Länge der wachsenden Region überschreitet in Landwurzeln selten 10 mm, und erreicht in andern Fällen nicht 4 mm[2]. In den Luftwurzeln von Monstera deliciosa fand hingegen Sachs[3]) die Wachsthumszone über 30—70 mm, in Luftwurzeln von Vitis velutina selbst über 100 mm lang.

Auch niedere Organismen haben weitgehende Differenzen hinsichtlich der Länge der Wachsthumszone aufzuweisen. Während bei Cladophoreen, Sphacelarieen, Vorkeimen der Laubmoose das Längenwachsthum ganz oder wesentlich auf die Scheitelzelle beschränkt ist, steht das Wachsthum bei Callithamnion scopulorum nach Askenasy jedenfalls nicht vor dem 30. oder 40. Segmente stille, und beispielsweise zeigen auch Pterothamnion plumula und floccosum noch Wachsthum in weit von der Scheitelzelle abliegenden Segmenten[4]. Die Fäden von Spirogyra können sogar ihrer ganzen Länge nach im Wachsthum begriffen bleiben. Einzellige Organismen ergeben gleichfalls analoge Unterschiede, doch ist die Ausdehnung der wachsenden Zone an diesen noch nicht genauer untersucht. Das über die Länge intercalarer Wachsthumszonen Bekannte braucht nicht weiter erörtert zu werden, da es sich dem über apicale Zonen Gesagten wesentlich anschliesst. Der von der Wachsthumszone occupirte Bruchtheil der Gesammtlänge des Pflanzenkörpers variirt natürlich mit der Vergrösserung der Pflanze, und in dem Embryo eines Baumes war ja einmal der ganze Körper im Wachsthum begriffen.

Die Zone grösster Wachsthumsschnelligkeit befindet sich zumeist zwischen dem Vegetationspunct und der Mitte der wachsenden Region. Demnach liefert die graphische Darstellung, abgesehen von secundären Maxima, eine steiler aufsteigende, nach den ausgewachsenen Partien hin aber weniger steil abfallende und namentlich öfters zuletzt flacher verlaufende Curve. So ist es nach Askenasy[5]) an allen untersuchten, mit apicalem Vegetationspunct wachsenden Stengeltheilen, bei Galium mollugo, Nitella flexilis, Aristolochia sipho u. a. Ebenso ergeben die unten mitgetheilten Messungen dasselbe für Wurzeln, an denen übrigens das Wachsthumsmaximum der Mitte der wachsenden Zone häufiger näher gerückt als an Stengeln zu sein scheint, und an einzelnen Luftwurzeln von Monstera deliciosa fand Sachs sogar ein Wachsthumsmaximum hinter der Mitte der wachsenden Region.

In Knospen ist augenscheinlich die Wachsthumsschnelligkeit zunächst gering, um erst weiterhin mit Streckung der Internodien eine steiler aufsteigende Curve zu liefern, und in den Wurzeln dürfte der Verlauf dieser im Wesentlichen ähnlich sein. In den Scheitel des thätigen Vegetationspunctes

---

1) Nach Harting (Linnaea 1847, Bd. 19, p. 474) sind an Landpflanzen gewöhnlich 3—7 direct sichtbare Internodien im Wachsthum begriffen. Weitere Angaben in der p. 71, Anmerk. 1, citirten Literatur.

2) Weitere Angaben bei Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873—74, Bd. I, p. 414, 590, und in den anderweitig citirten Arbeiten von Ohlert, Cisielski, Strehl u. s. w.

3) L. c., p. 593.

4) Vgl. Askenasy, l. c., p. 28, u. die hier citirte Literatur. Ausserdem u. a. Mohl, Verm. Schriften 1845, p. 362; Geyler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 479; Pringsheim, Ueber d. Gang d. morphol. Differenzirung d. Sphacelarien-Reihe 1873, p. 145.

5) L. c., Taf. 2 u. 3 u. s. w. Auch aus den Beobachtungen früherer Forscher geht dasselbe hervor. Vgl. z. B. Sachs, Flora 1873, p. 323, u. die p. 71 citirte Lit.

scheint das Wachsthumsmaximum niemals zu rücken, wenn es auch jenem in manchen Objecten mehr genähert wird. So dürfte auch bei Sphacelaria, bei der Wachsthum nur in der Scheitelzelle stattfindet, doch nicht der Scheitel selbst, sondern eine etwas rückwärts liegende Zone die grösste Wachsthumsschnelligkeit besitzen, doch sind freilich Belege für diese und viele andere Fälle noch nicht beigebracht.

Die Länge der wachsenden Region ist bei ungleichen Individuen an gleichnamigen Organen nicht unwesentlich verschieden, und ändert sich auch mit dem Entwicklungsstadium. Nach dem Vorhandensein ausgewachsener Theile, nimmt nach Sachs[1]) an oberirdischen Stengeltheilen die Länge der wachsenden Region zu, um mit höherem Alter wieder abzunehmen, und vermuthlich ist solches der normale Gang auch in anderen Pflanzentheilen. An kräftig sich entwickelnden Stengeltrieben von Galium mollugo fand Askenasy[2]) die wachsende Region beträchtlich länger, als an schwächlichen Trieben, und vielleicht steht es wenigstens in einem gewissen Zusammenhang hiermit, dass in den an sich schwächeren Nebenwurzeln nach Sachs[3]) die Wachsthumsregion durchweg kürzer ist als an Hauptwurzeln.

Welchen Einfluss ein durch Temperatur oder andere Verhältnisse beschleunigtes Wachsthum auf die Länge der wachsenden Region hat, ist noch nicht näher untersucht; vielleicht dass die Länge mit dem Wachsthum etwas zunimmt. Eine Zunahme wird auch durch dauernde Entziehung des Lichtes erzielt, indem die Internodien länger werden, ohne dass die Zahl der wachsenden Internodien sich ändert[5]).

Der Complex nächster mechanischer Ursachen, welchem der bezügliche Verlauf der grossen Periode entspringt, ist zwar noch nicht ganz exact in seine einzelnen Factoren zergliedert, doch spielen Qualität und Dicke der Zellhaut, sowie die wirkenden Zugkräfte jedenfalls eine wesentlich entscheidende Rolle mit. Es ist schon in § 5 (Bd. II) besprochen worden, dass im Allgemeinen in der Zone grösster Wachsthumsschnelligkeit die Turgordehnung der Wandungen am ansehnlichsten ist, und dass die Wachsthumsschnelligkeit sowohl gegen den Vegetationspunct als auch gegen die ausgewachsenen Gewebe hin abnimmt (vgl. die p. 21 mitgetheilte Tabelle). Diese ansehnlichere Dehnung, und ebenso die ansehnlichere Wachsthumsschnelligkeit wird, wie früher erörtert, offenbar in erster Linie mitbestimmt durch die Qualität der Zellwandung, da in den noch jugendlicheren Geweben die dehnende Kraft, der Turgor, eher etwas höher als geringer ist, wie in der Zone maximaler Wachsthumsschnelligkeit. Die Wandungen älterer Gewebe gestatten überhaupt einen geringeren Spielraum der Dehnbarkeit, zugleich ändert sich mit ihrer Qualität auch die Dicke der Wandung und damit die Grösse der Dehnung, endlich scheint auch öfters der Tur-

---

1) Flora 1873, p. 332.

2) l. c. p. 76. Nach Hofmeister Allgem. Morphologie 1868, p. 420 beherbergt eine Knospe kräftiger Stengel zahlreichere Internodien, als eine Knospe schwächlicher Stengel.

3) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1874, p. 398.

4) Damit hängt vielleicht zusammen, dass nach Sachs die wachsende Region an den in [illegible] Wurzeln kürzer, als an den in Erde oder Wasser wachsenden Wurzeln ist. l. c. p. 415.

5) [illegible] l. c. p. 33.

gor der dem ausgewachsenen Zustand entgegen gehenden Zellen geringer zu werden. Alle diese Umstände wirken zusammen, um das Wachsthum zu hemmen, wobei zugleich die negativ gespannten Gewebe die positiv gespannten Gewebe verhindern, die Länge zu erreichen, nach der sie streben. Auch über die Bedeutung der Gewebespannung für das Wachsen ist schon § 7 gehandelt worden, ebenso wurden in § 15 (Bd. II) die allgemein für Wachsthum der Zellwandung und der Zellen maassgebenden Factoren besprochen.

Mag in Gewebecomplexen in concreten Fällen der mit der fortschreitenden Entwicklung etwas sinkende Turgor hemmend für das Wachsthum sein, so fällt doch dieser Factor nicht ins Gewicht in einzelligen Pflanzen, da ja der hydrostatische Druck sich gleichmässig vertheilt. Die thatsächliche wirksame Dehnkraft ist aber umgekehrt proportional dem Krümmungsradius, und deshalb in der Zellwand des calottenförmigen Scheitels geringer, als, wenigstens parallel der Längsachse, in den cylindrisch gewordenen Theilen (vgl. II, § 4). Wenn nun trotz dieser geringeren Componente der Dehnkraft in dem calottenförmig gekrümmten Scheiteltheil von Caulerpa, Vaucheria, ebenso in der ja allein wachsenden Scheitelzelle von Sphacelaria Wachsthum von statten geht (ohne dass gerade das Maximum hier liegen muss), so wird hier insbesondere wohl die Qualität der Wandung entscheidend sein. Bestimmte Untersuchungen sind an diesen Objecten nicht gemacht, doch dürfte schon nach dem Augenschein bei Sphacelaria, Vaucheria u. a. aus der Dickenzunahme der Zellwandung kein wesentlich hemmender Factor entspringen.

Historisches. Der von Sachs grosse Periode (= Entwicklungsperiode) genannte Entwicklungsgang wurde für die Internodien in allen Hauptzügen richtig von Harting[1]) erkannt, der ausserdem hervorhob, dass ein jedes aus dem Knospenzustand tretende Internodium (Zuwachselement) allmählich die Entwicklungsstadien der älteren Internodien zu durchlaufen hat. Für einzelne Theile und für die ganze Pflanze wurde weiterhin ein solcher Entwicklungsgang von Rauwenhoff[2]), Köppen[3]) u. A., namentlich aber von Sachs[4]) erwiesen. Die Wachsthumsvertheilung in der Wurzel wurde zunächst, freilich sehr unbestimmt, von Ohlert[5]) durch das bezügliche Auseinanderrücken aufgetragener farbiger Marken, weiterhin dann genauer von Wigand[6]), Hofmeister[7]), Frank[8]), N. J. C. Müller[9]), Cisielski[10]) und Sachs[11]) studirt. Die Wachsthumsvertheilung im Stengel ist durch Grisebach (1843) und andere p. 71 citirte Forscher verfolgt, indem Marken nach dem Vorgange Ohlert's aufgetragen wurden. Aus der relativen Länge der Glieder wurde die Wachsthumsvertheilung von Nägeli[12]) für 2 Algen, dann von Askenasy[13]) für Algen und Phanerogamen ermittelt.

---

1) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 474, 557.

2) Warnemingen over d. plantenstengel, 1867. Abdruck aus Verslagen en Mededeelingen d. Koninkligke Akad. van Wetenschappen 26. Jan. 1867. Vgl. das Referat bei Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts, Bd. I, p. 190.

3) Wärme u. Pflanzenwachsthum, 1870. (Dissertation.)

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 344; Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 102.

5) Linnaea 1837, Bd. 11, p. 615. 6) Botan. Unters. 1854, p. 159.

7) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 96.

8) Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1868, p. 34. 9) Bot. Ztg. 1869, p. 387; 1871, p. 727.

10) Beiträge z. Biologie d. Pflanzen von Cohn 1872, Bd. I, 2, p. 3.

11) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 414, 590.

12) Pflanzenphys. Unters. 1855, Bd. I, p. 60.

13) Neue Methode, um d. Vertheilung d. Wachsthumsintensität zu bestimmen, Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins z. Heidelberg 1878, N. F., II, Bd. 2, p. 5.

Aus den Ergebnissen der p. 71 citirten Arbeiten tritt gleichfalls z. Th. die grosse Periode hervor, die indess in den Arbeiten älteren Datums nicht bestimmt erkannt oder hervorgehoben ist.

Grosse Periode von Pflanzentheilen. Zur Veranschaulichung des Verlaufs der grossen Periode theile ich hier die Resultate eines von Strehl[1]) mit Lupinus albus angestellten Versuches mit. Nachdem die Samen gekeimt und die Wurzel, resp. das hypocotyle Glied die in der obersten Horizontalreihe (14.—18. Oct.) verzeichnete Länge erreicht hatten, wurden die Pflanzen in Wasser cultivirt, und zwar je 16 Pflanzen am Licht und im Dunklen gehalten. Die Verticalcolumnen geben weiterhin den aus den Messungen als Mittel gezogenen Zuwachs in 24 Stunden für eine Pflanze an und zwar für die Wurzel und für das hypocotyle Glied. In der untersten Horizontalreihe ist die mittlere Länge der bezüglichen Organe am Schluss des Versuches verzeichnet.

Datum	Wurzel		Hypocotyles Glied		Temperatur °C.
	Licht mm	Dunkel mm	Licht mm	Dunkel mm	
Oct. 14—18	10,5	17,1	7,6	8,5	
18—19	5,8	6,9	0,6	0,8	14,6
20	7,0	7,1	0,8	0,9	17,4
21	9,2	9,8	0,7	1,1	15,4
22	9,7	11,5	1,0	1,2	16,8
23	16,5	19,2	1,5	3,5	16,8
24	**19,2**	**20,0**	2,5	4,3	16,2
25	15,8	15,6	2,7	4,1	16,0
26	13,7	14,5	**3,3**	5,0	17,0
27	12,7	14,1	**3,3**	5,1	17,0
28	12,2	12,8	3,2	5,2	16,1
29	8,3	12,7	3,2	**6,5**	17,2
30	9,1	10,1	2,7	5,4	16,0
31	5,9	8,2	2,2	4,3	17,5
Nov. 1	2,5	6,0	1,2	3,7	17,8
2	2,5	4,1	1,0	2,8	16,6
3	0,8	1,6	0,5	1,8	16,2
4	0,2	0,8	0,0	0,6	17,0
5	0,0	0,2	0,0	0,2	16,8
6	0,0	0,1	0,0	0,0	16,2
7	0,0	0,0	0,0	0,0	17,6
Summa	161,8	192,7	37,9	65,0	

Weitere Zusammenstellungen sind in der angeführten Literatur und in Sachs' Lehrbuch, IV. Aufl., p. 789 zu finden. Stebler hat auch die grosse Periode des Blattwachsthums verfolgt. Ein Beispiel für eine in kurzer Zeit sich abwickelnde grosse Periode liefern die Versuche von Vines mit Phycomyces nitens[2].

Die obige Tabelle zeigt, dass die Curve für das Wachsthum der Wurzel steiler aufsteigt und früher das Maximum erreicht, als die Wachsthumscurve des hypocotylen Gliedes. Diese bei Samenkeimung leicht ohne weiteres bemerkbare, vorauseilende Entwicklung der Wurzel ist übrigens für die Pflanze vortheilhaft, die so zunächst festen Fuss im Boden

[1]) [illegible] über d. Längenwachsthum d. Wurzel 1874. p. 15 u. 21.
[2]) [illegible] d. Würzb. Instituts 1878. Bd. 2. p. 136.

fasst[1]. Im Dunklen wird in dem obigen, wie in den meisten, jedoch nicht in allen Versuchen Strehl's das Maximum später erreicht. Dieses ist auch der Fall in einem von Sachs (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 789) mit zwei Blüthenschäften von Fritillaria imperialis angestellten Experimente.

Den verschiedenen Verlauf der grossen Curve in ungleichnamigen Organen derselben Pflanze kann vielfach der Augenschein unmittelbar lehren. Ohne viele Beispiele zu nennen, erinnere ich daran, dass die frühzeitiger angelegten Blumenblätter sehr häufig zunächst von den Staubgefässen überholt werden, um weiterhin wieder ansehnlicher als diese zu wachsen, dass jugendliche Blätter in der Knospe den Scheitel des Stengels erheblich überragen, auch wenn das trennende Internodium endlich sehr ansehnliche Länge erreicht. Beispiele für längere Zeit sehr flach verlaufende, dann schnell steigende Curven sind gleichfalls aus den entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen vielfach zu nehmen. So wächst der Sporogoniumstiel der Lebermoose zunächst sehr langsam, erreicht z. B. nach Askenasy[2] bei Pellia epiphylla während einiger Monate 1—2 mm, wird aber dann in 3—4 Tagen bis 80 mm lang. Im § 25 (Bd. II) werden ferner Fälle genannt, in denen Knospen der Bäume, Zwiebeln u. s. w. längere Zeit in Ruhe oder fast in Ruhe verharren, auch wenn die Umgebung geeignete Entwicklungsbedingungen bietet.

Die Vertheilung des Wachsthums in der Wurzel veranschaulicht Fig. 6, p. 70, in der die Marken ursprünglich äquidistant waren. Als Beleg führe ich hier ferner einen Versuch von Sachs[3] mit Faba vulgaris an, deren Wurzeln in Wasser sich befanden und von der Spitze (Zone I) ab beginnend durch Tuschstriche in Zonen von 1 mm getheilt waren. Die Zuwachse geben die Verlängerung dieser Zonen an. Die Wurzel war anfangs ungefähr 2 cm lang, Temperatur 18—19° C.

Wurzel von Faba vulgaris.

Nummer der Zonen	Zuwachse in den ersten 6 Stunden mm	Zuwachse in den folgenden 17 Stunden mm
X	0,0	0,0
IX	0,2	0,1
VIII	0,2	0,4
VII	0,3	0,4
VI	0,5	0,5
V	**0,8**	1,2
IV	**0,8**	3,2
III	0,5	5,5
II	0,3	**7,7**
I	0,0	1,0

Weiter theile ich hier mit ein von Sachs[4] mit einer Luftwurzel von Philodendron Selloum angestelltes Experiment. Die 90 cm lange kräftige Luftwurzel wurde von der Spitze (I) aus in 5 mm lange Zonen getheilt und im Dunklen in feuchter Luft wachsen gelassen. Temperatur 17,5—22,0° C. (s. umstehende Tabelle).

Zur Charakteristik des basipetalen Wachsthums in einer intercalaren Zone führe ich nach Stebler[5] die Zuwachsbewegung in einem Blatte von Allium cepa an, das relativ früh an der Spitze sein Wachsthum einstellt. Auf das durch Entfernung der umgebenden Blätter freigelegte Blatt waren, von der Insertionsstelle ab mit I beginnende Tuschmarken in einem Abstand von 2,5 mm aufgetragen. Die Zuwachse dieser wurden dann in Intervallen von 24 Stunden vom 8. bis 23. März gemessen. In der umstehenden Tabelle sind nur

1) Ueber Gewichtsverhältniss zwischen Wurzel und oberirdischen Pflanzentheilen vgl. u. a. F. Haberlandt, Botan. Jahresb. 1875, p. 924.

2) Bot. Ztg. 1874, p. 237.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 424.

4) L. c., p. 594.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 57.

Luftwurzel von Philodendron Selloum.

Nummer der Zonen	Zuwachs in je 24 Stunden am 1. Tag mm	am 2. Tag mm	am 3. Tag mm
X	[illegible]	[illegible]	[illegible]
IX	[illegible]	[illegible]	[illegible]
VIII	[illegible]	[illegible]	[illegible]
VII	[illegible]	[illegible]	[illegible]
VI	[illegible]	[illegible]	[illegible]
V	[illegible]	[illegible]	[illegible]
IV	[illegible]	[illegible]	[illegible]
III	[illegible]	[illegible]	[illegible]
II	[illegible]	[illegible]	[illegible]
I	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Gesammtzuwachs	[illegible]	[illegible]	[illegible]

einzelne Messungen und ausserdem die Summen der Partialzuwachse für jede Zone verzeichnet. In Zone III geht die Scheide in die Lamina über. Die Temperatur schwankt zwischen [illegible] C., die Pflanze befand sich am Licht.

Blatt von Allium cepa.

Nummer der Zonen		Zuwachs in je 24 Stunden [illegible] mm	[illegible] mm	[illegible] mm	[illegible] mm	Summe der Zuwachse [illegible] mm
Scheide	I	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	II	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	III	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Lamina	IV	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	V	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	VI	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	VII	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	VIII	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	IX	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Summe der Zuwachse		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]

[illegible] die Zuwachsbewegung auf solche Weise ermittelt wurde [illegible] Arbeiten. Ausserdem [illegible] Beobachtungen an einigen Pilzen [illegible]

Durch solche Messungen wird natürlich die thatsächliche Lage der grössten Wachsthumsschnelligkeit nur dann annähernd genau aufgefunden, wenn die Messung nach kürzeren Zeitintervall vorgenommen wird [illegible] Wachsthumsschnelligkeit [illegible] Zonen IV und V [illegible] Zone I [illegible] Wachsthum [illegible]

[1] [illegible]

tionspunkt durch das Wachsthum in Zone I entfernt wurde, und jedes einzelne Zuwachselement in Zone I wird in der Folge einmal die Region grösster Wachsthumsschnelligkeit einnehmen, die dauernd sich in annähernd gleicher Entfernung vom Vegetationspunkt hält[1]). In den Tabellen sind nur die direct gefundenen Zuwachse verzeichnet, welche natürlich mit der auf 1 mm als Einheit bezogenen mittleren Wachsthumsschnelligkeit dann nicht übereinstimmen, wenn die Marken eine andere Distanz hatten. So würde z. B., da in 5 mm lange Zonen getheilt war, die mittlere Wachsthumsschnelligkeit während der ersten 24 Stunden für Zone V an der Luftwurzel von Philodendron 0,4 mm sein, und da diese Zone nach 48 Stunden 9 mm lang geworden war, am 3. Tage $\frac{2,5}{9} = 0,278$ mm betragen, also hinter der ursprünglichen Wachsthumsgeschwindigkeit zurückbleiben, obgleich die für die länger gewordene Zone gemessenen Zuwachse ansehnlicher ausfielen. In den obigen Tabellen sind nur die wirklich gemessenen Zuwachse mitgetheilt, und die fettgedruckten Zahlen geben nur für diese das Maximum an, während die grösste Wachsthumsschnelligkeit für die folgenden Beobachtungszeiten auf eine andere Zone fallen kann. Die Umrechnung habe ich indess absichtlich unterlassen, da ja die ersten, auf äquidistante Marken als Ausgangspunkt bezogenen Zuwachse die Vertheilung der Zuwachsbewegung in den Objecten kennzeichnen.

Die wachsende Zone ist nach obigen Tabellen in der Wurzel von Faba 9 mm, in der von Philodendron 45 mm lang. Von der individuellen Veränderlichkeit der Länge der wachsenden Region und der Lage der maximalen Zuwachsbewegung geben u. a. die Beobachtungen von Sachs (l. c., p. 593) an den Luftwurzeln von Monstera deliciosa Kenntniss. In zwei Fällen wurde z. B. die Wachsthumszone 70 mm, resp. 30 mm lang gefunden, während die ansehnlichste Wachsthumsschnelligkeit 25 mm, resp. 20 mm hinter der Wurzelspitze lag, im ersten Falle also vor, im zweiten Falle hinter die Mitte der wachsenden Region fiel. Die letzte obiger Tabellen lässt aus den Zuwachswerthen immerhin soviel herauslesen, dass die Wachsthumszone allmählich eingeschränkt wird, und Wachsthum vor dem Erlöschen dieses nur in einer oberhalb der Scheide liegenden Region bemerklich ist. Zwischen dem 9.—10. März machen sich in diesem Blatt zwei Wachsthumsmaxima bemerklich. Ueber die häufigere Ausbildung solcher in Internodien wurde oben geredet, hier sei noch bemerkt, dass während der undulirenden Nutation in den beiden entgegengesetzten Krümmungsbogen je ein Wachsthumsmaximum sich einfindet, nach Geradestreckung des Internodiums aber wieder nur ein Wachsthumsmaximum besteht[2]). Ferner dürften nach Hofmeister[3]) die Gliederzellen der in der ganzen Länge ihres Fadens wachsenden Spirogyra princeps an ihren beiden Enden weniger wachsen, als in einer freilich breiten mittleren Region, da in dieser die Zellwandung weniger stark doppeltbrechend auf Licht wirkt, also die Beschaffenheit jüngerer Zellwandung bewahrt. Für Pterothamnion wurde aus anderen und sichereren Anhaltspunkten, wie schon mitgetheilt, von Nägeli eine ungleiche Vertheilung der Wachsthumsschnelligkeit in den Gliedzellen erschlossen.

In dem Aufbau der Pflanze gegebene Marken können überhaupt ausgedehnter, als bisher geschehen, zur Beurtheilung der Zuwachsbewegung benutzt werden. In der einzelligen Caulerpa bilden u. a. die Ansatzstellen der den Zellraum durchziehenden Balken brauchbare Marken, die in gewissen Rhizoiden von Marchantiaceen in den nach dem Innenraum vorspringenden Protuberanzen gegeben sind. Auch demonstrirten Nägeli und Schwendener[4]) aus der Lage der Streifungen die intercalare Wachsthumszone in der Zellwand von Rhabdonema adriaticum, welche ihrer Kleinheit halber das Anbringen künstlicher Marken nicht gestattet. Die Benutzung natürlicher Marken gewährt u. a. auch den Vortheil, bis in

---

1) Wird der Vegetationspunkt entfernt, so durchlaufen die unverletzten Internodien nach Harting (Warnemingen over d. groi d. planten 1842, p. 7, Separatabz. aus Tijdschr. v. Nat. Gesch. en Physiol., Bd. 9) wesentlich ihren normalen Entwicklungsgang. Analoges fand Sachs (l. c., p. 433) für die noch wachsenden Regionen der Wurzel nach Entfernung der Spitze dieser.

2) Wiesner, Die undulirende Nutation der Internodien 1878, p. 30 u. 34. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 72, Abth. I. (Vgl. II, § 44.)

3) Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 219.

4) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 545.

die Knospe hinein, ohne eine zuvorige Verletzung dieser, in der p. 69 erörterten Weise den Wachsthumsvorgang der Internodien beurtheilen zu können. Auf die Grösse der eben gebildeten Segmente und ihre fernere Zunahme gründen sich, soweit sich aus der vorläufigen Mittheilung entnehmen lässt, die Erwägungen Westermaier's[1], nach denen bei Dictyota, Hypoglossum, Metzgeria, Salvinia, Equisetum, Selaginella das Maximum der Volumzunahme entweder in der Scheitelzelle selbst oder in den jüngsten Segmenten liegt. Früher ist übrigens schon erwähnt, dass in concreten Fällen, wie bei Sphacelaria, alle Zuwachsbewegung in die Scheitelzelle fällt.

Wachsthumsgeschwindigkeit.

§ 18. Die Gesammtverlängerung eines Organes, somit auch die Schnelligkeit, mit der die als Vegetationspunct thätige oder die schon ausgewachsene Spitze eines Pflanzentheils im Raum fortrückt, ergibt sich als Resultante aus den Zuwachsbewegungen in den einzelnen Zonen und ist, ausser von der Wachsthumsschnelligkeit in diesen, von der Länge der wachsenden Region abhängig. Lage und Wachsthumsvertheilung in der wachsenden Region ist natürlich aus dem Gesammtzuwachs nicht zu entnehmen, der, bezogen auf die Länge der wachsenden Region, im Allgemeinen eine geringere mittlere Wachsthumsschnelligkeit liefern muss, als sie den am schnellsten wachsenden Zonen zukommt. Die hinsichtlich des Gesammtzuwachses weitgehenden spezifischen Unterschiede lehrt schon die Erfahrung, dass einige Pflanzen nur sehr langsam, andere sehr schnell sich vergrössern; einige extreme Beispiele sind unten mitgetheilt.

Abgesehen von den täglichen und jährlichen Hebungen und Senkungen der Zuwachsbewegung, die weiterhin in ihrer Beziehung zur Aussenwelt geschildert werden (§ 23—25), rückt die Spitze nicht gleichförmig, sondern bald langsamer, bald schneller fort, und beschreibt dabei, auch wenn der Pflanzentheil selbst gerade ausfällt, eine mehr oder weniger wellige oder schraubenförmige Linie im Raume. So wenigstens ist es sicher bei vielen Pflanzen, und die bisherigen Beobachtungen gestatten nicht, ein gänzliches Fehlen der Nutationen (der die Spitze von der geraden Bahn ablenkenden Bewegung) oder der anderen Wachsthumsoscillationen zu behaupten. Freilich bestehen auch hier weitgehende spezifische Differenzen, und während die Nutationen einiger Pflanzen sehr auffallende oder in einem schnellen Tempo sich abwickelnde sind, spielen sich bei anderen Pflanzen nur langsame oder nur durch verfeinerte Beobachtungsmethoden bemerkbare Nutationen ab. Auf die Verbreitung dieser Nutationen werden wir erst weiterhin (II, § 43) zu sprechen kommen, um hier nur die in kürzeren Intervallen sich vollziehenden Hebungen und Senkungen des Wachsens zu besprechen, welche freilich immer in den in Folge ungleichmässigen Wachsthums nutirenden Pflanzen thätig sind, übrigens auch ohne auffallende Nutation zu Stande kommen.

Fassen wir nur das Fortrücken der Spitze eines Pflanzentheils im Raume ins Auge, so sind zwar die bisherigen Beobachtungen nicht geeignet, ganz ge-

---

1) Verhandl. d. Brandenburger Bot. Vereins, Frühjahrsversammlung 1880. Vgl. auch Nägeli u. Leitgeb, Entstehung und Wachsthum d. Wurzeln, in Nägeli's Beiträgen z. wiss. Bot. 1868, Heft 4, p. 92; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, p. 92.

naue Auskunft über Ausdehnung und Zeitdauer dieser von äusseren Verhältnissen unabhängigen, also autonomen oder spontanen Wachsthumsoscillationen[1]) zu geben, immerhin genügend, um ihre Existenz zu kennzeichnen. Die Dauer einer Hebung und Senkung umfasst augenscheinlich bei einigen Pflanzen einen Zeitraum von ein oder einigen Stunden, geht aber bei anderen Pflanzen auf $^1/_4$ Stunde und wohl noch viel kürzere Zeit zurück. Uebrigens scheinen die an derselben Pflanze aufeinanderfolgenden Oscillationen ungleiche Zeitdauer und Amplitude haben zu können, und vielleicht setzt sich eine jede Welle der Curve wieder aus kleineren Oscillationen zusammen, welche die bisherigen Beobachtungen nicht mit Sicherheit anzeigen. Dass solche von dem Wechsel äusserer Verhältnisse unabhängige Oscillationen bestehen, ergibt sich aus der Fortdauer dieser unter constanten äusseren Bedingungen. Auch sind die durch Wachsthumsschwankungen erzielten Nutationen autonomen Ursprungs.

Für manche Fälle ist auch bekannt, dass die Curve der Wachsthumsschnelligkeit für ein bestimmtes Zuwachselement autonome Hebungen und Senkungen besitzt, ja wahrscheinlich ist dieses sogar der normale Wachsthumsverlauf für jede einzelne, noch so niedrig gewählte Querplatte eines Pflanzentheils. So muss es übrigens nicht nothwendig sein, wenn die Spitze abwechselnd beschleunigt oder verlangsamt fortrückt, da ein solcher Gang auch dann möglich ist, wenn jedes einzelne Zuwachselement eine grosse Curve ohne secundäre Maxima und Minima durchläuft. Denn wenn, wie sehr gewöhnlich im Stengel, die grossen Curven der successiv gebildeten Zuwachselemente einen verschiedenen Verlauf nehmen, kann natürlich als Resultante die Schnelligkeit variiren, mit welcher die Spitze des Stengels fortgestossen wird. In wie weit aus diesem Umstand Oscillationen der Zuwachsbewegung entspringen, ist bis dahin nicht näher untersucht, und ebenso wurde in gegebenen Fällen nicht näher ermittelt, welchen Einfluss etwa die von umhüllenden und umscheidenden Blättern ausgehenden mechanischen Hemmungen hatten.

Die letztgenannten Hemmungen fallen indess bei Wurzeln weg, welche nach eigenen Erfahrungen gleichfalls eine auf- und absteigende Curve liefern, sowohl für das Fortrücken der Spitze als für den viertelstündig gemessenen Zuwachs einer 1 mm langen, in der schnellst wachsenden Region gelegenen Zone. Evident ist ferner das Auf- und Abwallen der Zuwachsbewegung in den ruckweise sich verlängernden Fäden von Oedogonium. Weiter erfordert es ja nothwendig Variationen der Wachsthumsschnelligkeit in Zonen der wachsenden Region, um die durch Wachsthum erzeugten Nutationen zu erzielen, und mit der Verbreitung dieser in Stengeln, Wurzeln u. s. w. ist auch die Verbreitung einer wechselnden Wachsthumsschnelligkeit in einzelnen Querzonen erwiesen.

Als einen schönen Beleg für das Auf- und Abwallen der Zuwachsbewegung theile ich hier von Hofmeister[2]) an Spirogyra princeps angestellte Messungen mit. In den Gliedzellen dieser lebhaft nutirenden und dabei ihre Fäden weit einkrümmenden Alge schreitet das Wachsthum längere Zeit, bis stundenlang, nur sehr langsam fort, bis dann während einiger Minuten ein sehr rasches Wachsthum Platz greift, welches eine Gliedzelle in der Minute um 0,012 mm bis 0,018 mm, d. h. um 7—7$^1/_2$ Proc. ihrer eigenen Länge vergrössern kann.

---

1) Von Sachs (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 123) stossweise Aenderungen des Wachsthums genannt.

2) Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 222.

Die Messungen wurden bei 250facher Vergrösserung angestellt, wobei ein Scalentheil des Schraubenmikrometers 0,00279 mm, der wahrscheinliche Messungsfehler $^{2}/_{10}$ eines Scalentheils betrug. Nachstehend ist in abgekürzter Form einer der Hofmeister'schen Versuche (Vers. I, p. 222) mitgetheilt, in welchem das Endzellenpaar eines Fadens gemessen wurde. Angegeben sind die direct abgelesenen Scalentheile und die in diesen ausgedrückten mittleren Zuwachse für 1 Minute des zwischen 2 Ablesungen verflossenen Zeitraums.

Zeit	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28′	85,8	
- 31′	87,0	+ **0,4**
- 43′	90,0	+ 0,25
10 U. 5′	90,2	+ 0,09
- 10′	90,7	+ 0,1
- 12′	92,0	+ **0,65**
- 13′	91,8	— 0,2
11 U. —′	93,7	+ 0,04
- 10′	93,8	+ 0,01
- 15′	94,4	+ 0,12
- 25′	96,0	+ **0,32**
- 30′	96,1	+ 0,02

Eine zwar noch nicht direct gemessene, aber jedenfalls ansehnliche zeitweise Beschleunigung des Wachsthums erfahren offenbar die sich theilenden Zellen von Oedogonium. In diesen wird bekanntlich ein Zellstoffring angelegt, dann reisst die Mutterzellwand und durch Dehnung jenes wird ein cylindrisches Wandungsstück von erheblicher Länge eingeschaltet. Da aber diese Dehnung sehr schnell von statten geht, in günstigen Fällen in einer oder in wenigen Minuten zum grössten Theil vollendet ist, so muss jedenfalls eine bedeutende Beschleunigung des Wachsthums der bezüglichen Zelle stattfinden, die zuvor augenscheinlich nur sehr langsam, vielleicht kaum an Länge zunahm. Diese Pausen langsamen Wachsthums werden immerhin einige Zeit umfassen, da nach Hofmeister[1]) bei warmem Wetter vom ersten Sichtbarwerden des Zellstoffringes bis zu dessen Dehnung 2 Stunden vergehen. Bei Messung des Zuwachses eines vielzelligen Fadens müssen natürlich Wachsthumsbeschleunigungen in kürzeren Intervallen auftreten. Dass diese aus inneren Ursachen entspringen, ist klar, und auch bei Spirogyra ist es gewiss nicht anders, obgleich aus Hofmeister'schen Mittheilungen nicht zu entnehmen ist, ob alle Sorgfalt auf vollkommene Constanz der äusseren Bedingungen verwandt wurde.

Als ich an einer Wurzel von Vicia faba in der schnellst wachsenden Region eine annähernd 1 mm lange Zone in $^{1}/_{2}$stündigen Intervallen auf ihre Wachsthumsschnelligkeit prüfte, fand ich im Maximum bis zu 7 Proc. steigende Abweichungen von der mittleren Wachsthumsschnelligkeit der bezüglichen Zone, die ungefähr 0,2 mm pro Stunde betrug. Die Wurzel befand sich dabei vertical stehend in Wasser, dessen Temperatur durchaus constant blieb. Die Ablesungen geschahen mikrometrisch an 2 Kanten der aufgetragenen Tuschmarken mit einem horizontal gestellten Mikroskop und gestatteten eine Genauigkeit bis zu $^{1}/_{100}$ mm. Bei Bestimmungen des Gesammtzuwachses ergaben sich gleichfalls nicht unerhebliche Hebungen und Senkungen der Wachsthumsschnelligkeit[2]).

Auf den Gesammtzuwachs an Stengeln, Blüthenschäften u. s. w. beziehen sich auch die Untersuchungen von Sachs[3]) und Reinke[4]), aus denen gleichfalls hervorgeht, dass auto-

1) Pflanzenzelle 1867, p. 102. — Ueber den Vorgang vgl. auch Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193.

2) Solche fand auch Askenasy, Flora 1873, p. 228. Vgl. auch Strehl, Unters. über das Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 43.

3) Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

4) Unters. über d. Wachsthumsgeschwindigkeit, Separatabz. aus Verhandl. d. bot. Vereins für Brandenburg 1872, Bd. 14; Bot. Ztg. 1876, p. 122.

nome Oscillationen des Wachsthums bestehen. Jedenfalls treten solche bei $^1/_4$—$^1/_2$stündigen Beobachtungen hervor, während es zweifelhaft bleiben muss, ob die Hebungen und Senkungen innerhalb weniger Minuten, welche Reinke annimmt, nicht durch Fehler der Beobachtungsmethode erzielt sind. Jedenfalls bieten die Experimente Reinke's keine Garantie, dass geringe Nutationen, Ausdehnung der Drähte, mit denen die Pflanze an die Apparate gekuppelt war, u. s. w., nicht die Ursache kleiner Schwankungen wurden. — Uebrigens finden sich die autonomen Oscillationen an den im Licht und im Dunklen cultivirten Pflanzen, und begreiflicher Weise haben die in verschiedenen Pflanzen gleichzeitig stattfindenden Schwankungen keinen gleichsinnigen Verlauf, wie es für die durch den Wechsel äusserer Verhältnisse veranlassten Wachsthumsveränderungen der Fall sein würde.

Voraussichtlich sind auch die von Caspary[1]) an den Blättern von Victoria regia beobachteten, sich in kürzeren Intervallen wiederholenden Wachsthumsschwankungen theilweise autonome Oscillationen, doch fehlt der exacte Beweis für Unabhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Das gilt auch für die Beobachtungen Pfitzer's[2]) an Ancylistes Closterii, in denen die Reibung an Objectträger und Deckglas ein influirender Factor gewesen sein kann. Thatsächlich fand Pfitzer schon innerhalb einiger Minuten die Schnelligkeit variirend, mit der die Hyphenspitze dieses Pilzes im Gesichtsfeld des Mikroskopes fortrückte.

Der Verlauf der autonomen Oscillationen kürzerer Dauer wird kaum durch die bisherigen Beobachtungen exact gekennzeichnet. Uebrigens scheinen an Stengeln, auch nach Hofmeister's Beobachtungen an Spirogyra, die unmittelbar aufeinanderfolgenden Schwankungen nach Zeitdauer und Amplitude wesentlich verschieden sein zu können.

Der Anstoss zu diesen autonomen Oscillationen geht von inneren unbekannten Ursachen aus, und offenbar werden mit den verschiedenen mechanischen Mitteln Schwankungen erzielt, die einen Einfluss auf das Wachsthum haben. Eine Zerreissung der relativ resistenten Zellhaut, wie sie bei Oedogonium zu Stande kommt, ist u. a. bei Spirogyra nicht bemerklich, übrigens mögen in Gewebecomplexen gleichfalls plötzliche Ausgleichungen von Spannungen zuweilen wirksam sein. Ausserdem ist bekannt, dass ohne Wachsthum und in vorübergehender Weise in Bewegungsgelenken die Dehnkräfte variiren, durch solche Oscillationen aber würden in wachsenden Organen gleichfalls Hebungen, resp. Senkungen der Zuwachsbewegung erzeugt werden.

Grösse der Zuwachsbewegung. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei hier erwähnt, dass der Stengel von Bambusa arundinacea in Kew während 24 Stunden sich um 0,609—0,913 m (= 2′—3′ engl.), also pro Minute, wenn wir den grössten Zuwachs berücksichtigen, um 0,643 mm sich verlängerte. Auch von anderen Bambusa-Arten werden schnelle Verlängerungen berichtet. Nach Wallich nahm z. B. Bambusa gigantea in ihrer Heimath in 31 Tagen um 7,85 m (309″ engl.) zu[3]). Sehr schnell vergrössert sich auch das Blatt von Victoria regia, das nach Caspary[4]) in 24 Stunden um 308,3 mm in die Länge und um 367 mm in die Breite wuchs (also pro Minute Breitenzuwachs = 0,255 mm). Der Gesammtzuwachs vollzieht sich aber hier in einer relativ langen wachsenden Region und die Wachsthumsschnelligkeit ist deshalb für nicht wenige kleinere Pflanzen ansehnlicher. So für Coprinus stercorarius, dessen Stiel während seiner lebhaftesten Streckung nach Brefeld[5]) pro Stunde um $^1/_2$ Zoll (Pariser? = 13,5 mm), also pro Minute um 0,225 mm sich verlängerte, ferner für Ancylistes Closterii, dessen Hyphenspitze Pfitzer (l. c.) im Maximum um 0,1 mm pro Minute fortrückend fand. Auch in diesen Fällen ist die Länge der wachsenden Zone und damit die mittlere Wachsthumsschnelligkeit nicht bestimmt. Die grösste Wachsthumsschnelligkeit wurde bisher von Askenasy[6]) für die Staubfäden von Triticum und Secale beobachtet, welche, zwischen den Spelzen eingeklemmt, am Wachsthum gehindert sind, und mit der Befreiung von diesem Hemmniss, d. h. mit Auseinanderweichen der Spelzen, sich nun sehr schnell verlängern, so dass sie in weniger als $^1/_2$ Stunde von 2—3 mm auf 12—15 mm heranwachsen. In der ersten Zeit dieses rapiden Wachsens hat u. a. Askenasy innerhalb 2 Minuten eine Verlängerung eines Filaments von 4 mm auf 7 mm, also pro Minute

1) Flora 1856, p. 167. 2) Monatsber. d. Berlin. Akad. 1872, p. 384.
3) Diese u. a. Angaben bei Caspary, Flora 1856, p. 139. 4) L. c., p. 136.
5) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 61.
6) Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F., II, p. 264.

Die Messungen wurden bei 250facher Vergrösserung angestellt, wobei ein Scalentheil des Schraubenmikrometers 0,00279 mm, der wahrscheinliche Messungsfehler $^2/_{10}$ eines Scalentheils betrug. Nachstehend ist in abgekürzter Form einer der Hofmeister'schen Versuche (Vers. I, p. 222) mitgetheilt, in welchem das Endzellenpaar eines Fadens gemessen wurde. Angegeben sind die direct abgelesenen Scalentheile und die in diesen ausgedrückten mittleren Zuwachse für 1 Minute des zwischen 2 Ablesungen verflossenen Zeitraums.

Zeit	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28′	85,8	
- 31′	87,0	**+ 0,4**
- 43′	90,0	+ 0,25
10 U. 5′	90,2	+ 0,09
- 10′	90,7	+ 0,1
- 12′	92,0	**+ 0,65**
- 13′	91,8	— 0,2
11 U. —′	93,7	+ 0,04
- 10′	93,8	+ 0,01
- 15′	94,4	+ 0,12
- 25′	96,0	**+ 0,32**
- 30′	96,1	+ 0,02

Eine zwar noch nicht direct gemessene, aber jedenfalls ansehnliche zeitweise Beschleunigung des Wachsthums erfahren offenbar die sich theilenden Zellen von Oedogonium. In diesen wird bekanntlich ein Zellstoffring angelegt, dann reisst die Mutterzellwand und durch Dehnung jenes wird ein cylindrisches Wandungsstück von erheblicher Länge eingeschaltet. Da aber diese Dehnung sehr schnell von statten geht, in günstigen Fällen in einer oder in wenigen Minuten zum grössten Theil vollendet ist, so muss jedenfalls eine bedeutende Beschleunigung des Wachsthums der bezüglichen Zelle stattfinden, die zuvor augenscheinlich nur sehr langsam, vielleicht kaum an Länge zunahm. Diese Pausen langsamen Wachsthums werden immerhin einige Zeit umfassen, da nach Hofmeister[1]) bei warmem Wetter vom ersten Sichtbarwerden des Zellstoffringes bis zu dessen Dehnung 2 Stunden vergehen. Bei Messung des Zuwachses eines vielzelligen Fadens müssen natürlich Wachsthumsbeschleunigungen in kürzeren Intervallen auftreten. Dass diese aus inneren Ursachen entspringen, ist klar, und auch bei Spirogyra ist es gewiss nicht anders, obgleich aus Hofmeister'schen Mittheilungen nicht zu entnehmen ist, ob alle Sorgfalt auf vollkommene Constanz der äusseren Bedingungen verwandt wurde.

Als ich an einer Wurzel von Vicia faba in der schnellst wachsenden Region eine annähernd 1 mm lange Zone in $^1/_2$stündigen Intervallen auf ihre Wachsthumsschnelligkeit prüfte, fand ich im Maximum bis zu 7 Proc. steigende Abweichungen von der mittleren Wachsthumsschnelligkeit der bezüglichen Zone, die ungefähr 0,2 mm pro Stunde betrug. Die Wurzel befand sich dabei vertical stehend in Wasser, dessen Temperatur durchaus constant blieb. Die Ablesungen geschahen mikrometrisch an 2 Kanten der aufgetragenen Tuschmarken mit einem horizontal gestellten Mikroskop und gestatteten eine Genauigkeit bis zu $^1/_{100}$ mm. Bei Bestimmungen des Gesammtzuwachses ergaben sich gleichfalls nicht unerhebliche Hebungen und Senkungen der Wachsthumsschnelligkeit[2]).

Auf den Gesammtzuwachs an Stengeln, Blüthenschäften u. s. w. beziehen sich auch die Untersuchungen von Sachs[3]) und Reinke[4]), aus denen gleichfalls hervorgeht, dass auto-

1) Pflanzenzelle 1867, p. 102. — Ueber den Vorgang vgl. auch Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193.

2) Solche fand auch Askenasy, Flora 1873, p. 228. Vgl. auch Strehl, Unters. über das Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 43.

3) Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

4) Unters. über d. Wachsthumsgeschwindigkeit, Separatabz. aus Verhandl. d. bot. Vereins für Brandenburg 1872, Bd. 14; Bot. Ztg. 1876, p. 122.

nome Oscillationen des Wachsthums bestehen. Jedenfalls treten solche bei 1/4—1/2stündigen Beobachtungen hervor, während es zweifelhaft bleiben muss, ob die Hebungen und Senkungen innerhalb weniger Minuten, welche Reinke annimmt, nicht durch Fehler der Beobachtungsmethode erzielt sind. Jedenfalls bieten die Experimente Reinke's keine Garantie, dass geringe Nutationen, Ausdehnung der Drähte, mit denen die Pflanze an die Apparate gekuppelt war, u. s. w., nicht die Ursache kleiner Schwankungen wurden. — Uebrigens finden sich die autonomen Oscillationen an den im Licht und im Dunklen cultivirten Pflanzen, und begreiflicher Weise haben die in verschiedenen Pflanzen gleichzeitig stattfindenden Schwankungen keinen gleichsinnigen Verlauf, wie es für die durch den Wechsel äusserer Verhältnisse veranlassten Wachsthumsveränderungen der Fall sein würde.

Voraussichtlich sind auch die von Caspary[1]) an den Blättern von Victoria regia beobachteten, sich in kürzeren Intervallen wiederholenden Wachsthumsschwankungen theilweise autonome Oscillationen, doch fehlt der exacte Beweis für Unabhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Das gilt auch für die Beobachtungen Pfitzer's[2]) an Ancylistes Closterii, in denen die Reibung an Objectträger und Deckglas ein influirender Factor gewesen sein kann. Thatsächlich fand Pfitzer schon innerhalb einiger Minuten die Schnelligkeit variirend, mit der die Hyphenspitze dieses Pilzes im Gesichtsfeld des Mikroskopes fortrückte.

Der Verlauf der autonomen Oscillationen kürzerer Dauer wird kaum durch die bisherigen Beobachtungen exact gekennzeichnet. Uebrigens scheinen an Stengeln, auch nach Hofmeister's Beobachtungen an Spirogyra, die unmittelbar aufeinanderfolgenden Schwankungen nach Zeitdauer und Amplitude wesentlich verschieden sein zu können.

Der Anstoss zu diesen autonomen Oscillationen geht von inneren unbekannten Ursachen aus, und offenbar werden mit den verschiedenen mechanischen Mitteln Schwankungen erzielt, die einen Einfluss auf das Wachsthum haben. Eine Zerreissung der relativ resistenten Zellhaut, wie sie bei Oedogonium zu Stande kommt, ist u. a. bei Spirogyra nicht bemerklich, übrigens mögen in Gewebecomplexen gleichfalls plötzliche Ausgleichungen von Spannungen zuweilen wirksam sein. Ausserdem ist bekannt, dass ohne Wachsthum und in vorübergehender Weise in Bewegungsgelenken die Dehnkräfte variiren, durch solche Oscillationen aber würden in wachsenden Organen gleichfalls Hebungen, resp. Senkungen der Zuwachsbewegung erzeugt werden.

Grösse der Zuwachsbewegung. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei hier erwähnt, dass der Stengel von Bambusa arundinacea in Kew während 24 Stunden sich um 0,609—0,913 m (= 2′—3′ engl.), also pro Minute, wenn wir den grössten Zuwachs berücksichtigen, um 0,643 mm sich verlängerte. Auch von anderen Bambusa-Arten werden schnelle Verlängerungen berichtet. Nach Wallich nahm z. B. Bambusa gigantea in ihrer Heimath in 31 Tagen um 7,85 m (309″ engl.) zu[3]). Sehr schnell vergrössert sich auch das Blatt von Victoria regia, das nach Caspary[4]) in 24 Stunden um 308,3 mm in die Länge und um 367 mm in die Breite wuchs (also pro Minute Breitenzuwachs = 0,255 mm). Der Gesammtzuwachs vollzieht sich aber hier in einer relativ langen wachsenden Region und die Wachsthumsschnelligkeit ist deshalb für nicht wenige kleinere Pflanzen ansehnlicher. So für Coprinus stercorarius, dessen Stiel während seiner lebhaftesten Streckung nach Brefeld[5]) pro Stunde um 1/2 Zoll (Pariser? = 13,5 mm), also pro Minute um 0,225 mm sich verlängerte, ferner für Ancylistes Closterii, dessen Hyphenspitze Pfitzer (l. c.) im Maximum um 0,1 mm pro Minute fortrückend fand. Auch in diesen Fällen ist die Länge der wachsenden Zone und damit die mittlere Wachsthumsschnelligkeit nicht bestimmt. Die grösste Wachsthumsschnelligkeit wurde bisher von Askenasy[6]) für die Staubfäden von Triticum und Secale beobachtet, welche, zwischen den Spelzen eingeklemmt, am Wachsthum gehindert sind, und mit der Befreiung von diesem Hemmniss, d. h. mit Auseinanderweichen der Spelzen, sich nun sehr schnell verlängern, so dass sie in weniger als 1/2 Stunde von 2—3 mm auf 12—15 mm heranwachsen. In der ersten Zeit dieses rapiden Wachsens hat u. a. Askenasy innerhalb 2 Minuten eine Verlängerung eines Filaments von 4 mm auf 7 mm, also pro Minute

1) Flora 1856, p. 167. 2) Monatsber. d. Berlin. Akad. 1872, p. 384.
3) Diese u. a. Angaben bei Caspary, Flora 1856, p. 139. 4) L. c., p. 136.
5) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 61.
6) Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F., II, p. 264.

Die Messungen wurden bei 250facher Vergrösserung angestellt, wobei ein Scalentheil des Schraubenmikrometers 0,00279 mm, der wahrscheinliche Messungsfehler $^2/_{10}$ eines Scalentheils betrug. Nachstehend ist in abgekürzter Form einer der Hofmeister'schen Versuche (Vers. I, p. 222) mitgetheilt, in welchem das Endzellenpaar eines Fadens gemessen wurde. Angegeben sind die direct abgelesenen Scalentheile und die in diesen ausgedrückten mittleren Zuwachse für 1 Minute des zwischen 2 Ablesungen verflossenen Zeitraums.

Zeit	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28′	85,8	
- 31′	87,0	**+ 0,4**
- 43′	90,0	+ 0,25
10 U. 5′	90,2	+ 0,09
- 10′	90,7	+ 0,1
- 12′	92,0	**+ 0,65**
- 13′	91,8	— 0,2
11 U. —′	93,7	+ 0,04
- 10′	93,8	+ 0,01
- 15′	94,4	+ 0,12
- 25′	96,0	**+ 0,32**
- 30′	96,1	+ 0,02

Eine zwar noch nicht direct gemessene, aber jedenfalls ansehnliche zeitweise Beschleunigung des Wachsthums erfahren offenbar die sich theilenden Zellen von Oedogonium. In diesen wird bekanntlich ein Zellstoffring angelegt, dann reisst die Mutterzellwand und durch Dehnung jenes wird ein cylindrisches Wandungsstück von erheblicher Länge eingeschaltet. Da aber diese Dehnung sehr schnell von statten geht, in günstigen Fällen in einer oder in wenigen Minuten zum grössten Theil vollendet ist, so muss jedenfalls eine bedeutende Beschleunigung des Wachsthums der bezüglichen Zelle stattfinden, die zuvor augenscheinlich nur sehr langsam, vielleicht kaum an Länge zunahm. Diese Pausen langsamen Wachsthums werden immerhin einige Zeit umfassen, da nach Hofmeister[1] bei warmem Wetter vom ersten Sichtbarwerden des Zellstoffringes bis zu dessen Dehnung 2 Stunden vergehen. Bei Messung des Zuwachses eines vielzelligen Fadens müssen natürlich Wachsthumsbeschleunigungen in kürzeren Intervallen auftreten. Dass diese aus inneren Ursachen entspringen, ist klar, und auch bei Spirogyra ist es gewiss nicht anders, obgleich aus Hofmeister'schen Mittheilungen nicht zu entnehmen ist, ob alle Sorgfalt auf vollkommene Constanz der äusseren Bedingungen verwandt wurde.

Als ich an einer Wurzel von Vicia faba in der schnellst wachsenden Region eine annähernd 1 mm lange Zone in $^1/_2$stündigen Intervallen auf ihre Wachsthumsschnelligkeit prüfte, fand ich im Maximum bis zu 7 Proc. steigende Abweichungen von der mittleren Wachsthumsschnelligkeit der bezüglichen Zone, die ungefähr 0,2 mm pro Stunde betrug. Die Wurzel befand sich dabei vertical stehend in Wasser, dessen Temperatur durchaus constant blieb. Die Ablesungen geschahen mikrometrisch an 2 Kanten der aufgetragenen Tuschmarken mit einem horizontal gestellten Mikroskop und gestatteten eine Genauigkeit bis zu $^1/_{100}$ mm. Bei Bestimmungen des Gesammtzuwachses ergaben sich gleichfalls nicht unerhebliche Hebungen und Senkungen der Wachsthumsschnelligkeit[2].

Auf den Gesammtzuwachs an Stengeln, Blüthenschäften u. s. w. beziehen sich auch die Untersuchungen von Sachs[3] und Reinke[4], aus denen gleichfalls hervorgeht, dass auto-

1) Pflanzenzelle 1867, p. 102. — Ueber den Vorgang vgl. auch Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193.

2) Solche fand auch Askenasy, Flora 1873, p. 228. Vgl. auch Strehl, Unters. über das Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 43.

3) Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

4) Unters. über d. Wachsthumsgeschwindigkeit, Separatabz. aus Verhandl. d. bot. Vereins für Brandenburg 1872, Bd. 14; Bot. Ztg. 1876, p. 122.

nome Oscillationen des Wachsthums bestehen. Jedenfalls treten solche bei $^1/_4$—$^1/_2$stündigen Beobachtungen hervor, während es zweifelhaft bleiben muss, ob die Hebungen und Senkungen innerhalb weniger Minuten, welche Reinke annimmt, nicht durch Fehler der Beobachtungsmethode erzielt sind. Jedenfalls bieten die Experimente Reinke's keine Garantie, dass geringe Nutationen, Ausdehnung der Drähte, mit denen die Pflanze an die Apparate gekuppelt war, u. s. w., nicht die Ursache kleiner Schwankungen wurden. — Uebrigens finden sich die autonomen Oscillationen an den im Licht und im Dunklen cultivirten Pflanzen, und begreiflicher Weise haben die in verschiedenen Pflanzen gleichzeitig stattfindenden Schwankungen keinen gleichsinnigen Verlauf, wie es für die durch den Wechsel äusserer Verhältnisse veranlassten Wachsthumsveränderungen der Fall sein würde.

Voraussichtlich sind auch die von Caspary[1]) an den Blättern von Victoria regia beobachteten, sich in kürzeren Intervallen wiederholenden Wachsthumsschwankungen theilweise autonome Oscillationen, doch fehlt der exacte Beweis für Unabhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Das gilt auch für die Beobachtungen Pfitzer's[2]) an Ancylistes Closterii, in denen die Reibung an Objectträger und Deckglas ein influirender Factor gewesen sein kann. Thatsächlich fand Pfitzer schon innerhalb einiger Minuten die Schnelligkeit variirend, mit der die Hyphenspitze dieses Pilzes im Gesichtsfeld des Mikroskopes fortrückte.

Der Verlauf der autonomen Oscillationen kürzerer Dauer wird kaum durch die bisherigen Beobachtungen exact gekennzeichnet. Uebrigens scheinen an Stengeln, auch nach Hofmeister's Beobachtungen an Spirogyra, die unmittelbar aufeinanderfolgenden Schwankungen nach Zeitdauer und Amplitude wesentlich verschieden sein zu können.

Der Anstoss zu diesen autonomen Oscillationen geht von inneren unbekannten Ursachen aus, und offenbar werden mit den verschiedenen mechanischen Mitteln Schwankungen erzielt, die einen Einfluss auf das Wachsthum haben. Eine Zerreissung der relativ resistenten Zellhaut, wie sie bei Oedogonium zu Stande kommt, ist u. a. bei Spirogyra nicht bemerklich, übrigens mögen in Gewebecomplexen gleichfalls plötzliche Ausgleichungen von Spannungen zuweilen wirksam sein. Ausserdem ist bekannt, dass ohne Wachsthum und in vorübergehender Weise in Bewegungsgelenken die Dehnkräfte variiren, durch solche Oscillationen aber würden in wachsenden Organen gleichfalls Hebungen, resp. Senkungen der Zuwachsbewegung erzeugt werden.

Grösse der Zuwachsbewegung. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei hier erwähnt, dass der Stengel von Bambusa arundinacea in Kew während 24 Stunden sich um 0,609—0,913 m (= 2′—3′ engl.), also pro Minute, wenn wir den grössten Zuwachs berücksichtigen, um 0,643 mm sich verlängerte. Auch von anderen Bambusa-Arten werden schnelle Verlängerungen berichtet. Nach Wallich nahm z. B. Bambusa gigantea in ihrer Heimath in 31 Tagen um 7,85 m (309″ engl.) zu[3]). Sehr schnell vergrössert sich auch das Blatt von Victoria regia, das nach Caspary[4]) in 24 Stunden um 308,3 mm in die Länge und um 367 mm in die Breite wuchs (also pro Minute Breitenzuwachs = 0,255 mm). Der Gesammtzuwachs vollzieht sich aber hier in einer relativ langen wachsenden Region und die Wachsthumsschnelligkeit ist deshalb für nicht wenige kleinere Pflanzen ansehnlicher. So für Coprinus stercorarius, dessen Stiel während seiner lebhaftesten Streckung nach Brefeld[5]) pro Stunde um $^1/_2$ Zoll (Pariser? = 13,5 mm), also pro Minute um 0,225 mm sich verlängerte, ferner für Ancylistes Closterii, dessen Hyphenspitze Pfitzer (l. c.) im Maximum um 0,1 mm pro Minute fortrückend fand. Auch in diesen Fällen ist die Länge der wachsenden Zone und damit die mittlere Wachsthumsschnelligkeit nicht bestimmt. Die grösste Wachsthumsschnelligkeit wurde bisher von Askenasy[6]) für die Staubfäden von Triticum und Secale beobachtet, welche, zwischen den Spelzen eingeklemmt, am Wachsthum gehindert sind, und mit der Befreiung von diesem Hemmniss, d. h. mit Auseinanderweichen der Spelzen, sich nun sehr schnell verlängern, so dass sie in weniger als $^1/_2$ Stunde von 2—3 mm auf 12—15 mm heranwachsen. In der ersten Zeit dieses rapiden Wachsens hat u. a. Askenasy innerhalb 2 Minuten eine Verlängerung eines Filaments von 4 mm auf 7 mm, also pro Minute

---

1) Flora 1856, p. 167. 2) Monatsber. d. Berlin. Akad. 1872, p. 384.
3) Diese u. a. Angaben bei Caspary, Flora 1856, p. 139. 4) L. c., p. 136.
5) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 61.
6) Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F., II, p. 264.

Die Messungen wurden bei 250facher Vergrösserung angestellt, wobei ein Scalentheil des Schraubenmikrometers 0,00279 mm, der wahrscheinliche Messungsfehler $^2/_{10}$ eines Scalentheils betrug. Nachstehend ist in abgekürzter Form einer der Hofmeister'schen Versuche (Vers. I, p. 222) mitgetheilt, in welchem das Endzellenpaar eines Fadens gemessen wurde. Angegeben sind die direct abgelesenen Scalentheile und die in diesen ausgedrückten mittleren Zuwachse für 1 Minute des zwischen 2 Ablesungen verflossenen Zeitraums.

Zeit	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28′	85,8	
- 31′	87,0	+ **0,4**
- 43′	90,0	+ 0,25
10 U. 5′	90,2	+ 0,09
- 10′	90,7	+ 0,1
- 12′	92,0	+ **0,65**
- 13′	91,8	— 0,2
11 U. —′	93,7	+ 0,04
- 10′	93,8	+ 0,01
- 15′	94,4	+ 0,12
- 25′	96,0	+ **0,32**
- 30′	96,1	+ 0,02

Eine zwar noch nicht direct gemessene, aber jedenfalls ansehnliche zeitweise Beschleunigung des Wachsthums erfahren offenbar die sich theilenden Zellen von Oedogonium. In diesen wird bekanntlich ein Zellstoffring angelegt, dann reisst die Mutterzellwand und durch Dehnung jenes wird ein cylindrisches Wandungsstück von erheblicher Länge eingeschaltet. Da aber diese Dehnung sehr schnell von statten geht, in günstigen Fällen in einer oder in wenigen Minuten zum grössten Theil vollendet ist, so muss jedenfalls eine bedeutende Beschleunigung des Wachsthums der bezüglichen Zelle stattfinden, die zuvor augenscheinlich nur sehr langsam, vielleicht kaum an Länge zunahm. Diese Pausen langsamen Wachsthums werden immerhin einige Zeit umfassen, da nach Hofmeister[1]) bei warmem Wetter vom ersten Sichtbarwerden des Zellstoffringes bis zu dessen Dehnung 2 Stunden vergehen. Bei Messung des Zuwachses eines vielzelligen Fadens müssen natürlich Wachsthumsbeschleunigungen in kürzeren Intervallen auftreten. Dass diese aus inneren Ursachen entspringen, ist klar, und auch bei Spirogyra ist es gewiss nicht anders, obgleich aus Hofmeister'schen Mittheilungen nicht zu entnehmen ist, ob alle Sorgfalt auf vollkommene Constanz der äusseren Bedingungen verwandt wurde.

Als ich an einer Wurzel von Vicia faba in der schnellst wachsenden Region eine annähernd 1 mm lange Zone in $^1/_2$stündigen Intervallen auf ihre Wachsthumsschnelligkeit prüfte, fand ich im Maximum bis zu 7 Proc. steigende Abweichungen von der mittleren Wachsthumsschnelligkeit der bezüglichen Zone, die ungefähr 0,2 mm pro Stunde betrug. Die Wurzel befand sich dabei vertical stehend in Wasser, dessen Temperatur durchaus constant blieb. Die Ablesungen geschahen mikrometrisch an 2 Kanten der aufgetragenen Tuschmarken mit einem horizontal gestellten Mikroskop und gestatteten eine Genauigkeit bis zu $^1/_{100}$ mm. Bei Bestimmungen des Gesammtzuwachses ergaben sich gleichfalls nicht unerhebliche Hebungen und Senkungen der Wachsthumsschnelligkeit[2]).

Auf den Gesammtzuwachs an Stengeln, Blüthenschäften u. s. w. beziehen sich auch die Untersuchungen von Sachs[3]) und Reinke[4]), aus denen gleichfalls hervorgeht, dass auto-

1) Pflanzenzelle 1867, p. 102. — Ueber den Vorgang vgl. auch Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193.

2) Solche fand auch Askenasy, Flora 1873, p. 228. Vgl. auch Strehl, Unters. über das Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 43.

3) Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

4) Unters. über d. Wachsthumsgeschwindigkeit. Separatabz. aus Verhandl. d. bot. Vereins für Brandenburg 1872, Bd. 14; Bot. Ztg. 1876, p. 122.

nome Oscillationen des Wachsthums bestehen. Jedenfalls treten solche bei $^1/_4$—$^1/_2$stündigen Beobachtungen hervor, während es zweifelhaft bleiben muss, ob die Hebungen und Senkungen innerhalb weniger Minuten, welche Reinke annimmt, nicht durch Fehler der Beobachtungsmethode erzielt sind. Jedenfalls bieten die Experimente Reinke's keine Garantie, dass geringe Nutationen, Ausdehnung der Drähte, mit denen die Pflanze an die Apparate gekuppelt war, u. s. w., nicht die Ursache kleiner Schwankungen wurden. — Uebrigens finden sich die autonomen Oscillationen an den im Licht und im Dunklen cultivirten Pflanzen, und begreiflicher Weise haben die in verschiedenen Pflanzen gleichzeitig stattfindenden Schwankungen keinen gleichsinnigen Verlauf, wie es für die durch den Wechsel äusserer Verhältnisse veranlassten Wachsthumsveränderungen der Fall sein würde.

Voraussichtlich sind auch die von Caspary [1]) an den Blättern von Victoria regia beobachteten, sich in kürzeren Intervallen wiederholenden Wachsthumsschwankungen theilweise autonome Oscillationen, doch fehlt der exacte Beweis für Unabhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Das gilt auch für die Beobachtungen Pfitzer's [2]) an Ancylistes Closterii, in denen die Reibung an Objectträger und Deckglas ein influirender Factor gewesen sein kann. Thatsächlich fand Pfitzer schon innerhalb einiger Minuten die Schnelligkeit variirend, mit der die Hyphenspitze dieses Pilzes im Gesichtsfeld des Mikroskopes fortrückte.

Der Verlauf der autonomen Oscillationen kürzerer Dauer wird kaum durch die bisherigen Beobachtungen exact gekennzeichnet. Uebrigens scheinen an Stengeln, auch nach Hofmeister's Beobachtungen an Spirogyra, die unmittelbar aufeinanderfolgenden Schwankungen nach Zeitdauer und Amplitude wesentlich verschieden sein zu können.

Der Anstoss zu diesen autonomen Oscillationen geht von inneren unbekannten Ursachen aus, und offenbar werden mit den verschiedenen mechanischen Mitteln Schwankungen erzielt, die einen Einfluss auf das Wachsthum haben. Eine Zerreissung der relativ resistenten Zellhaut, wie sie bei Oedogonium zu Stande kommt, ist u. a. bei Spirogyra nicht bemerklich, übrigens mögen in Gewebecomplexen gleichfalls plötzliche Ausgleichungen von Spannungen zuweilen wirksam sein. Ausserdem ist bekannt, dass ohne Wachsthum und in vorübergehender Weise in Bewegungsgelenken die Dehnkräfte variiren, durch solche Oscillationen aber würden in wachsenden Organen gleichfalls Hebungen, resp. Senkungen der Zuwachsbewegung erzeugt werden.

Grösse der Zuwachsbewegung. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei hier erwähnt, dass der Stengel von Bambusa arundinacea in Kew während 24 Stunden sich um 0,609—0,913 m (= 2′—3′ engl.), also pro Minute, wenn wir den grössten Zuwachs berücksichtigen, um 0,643 mm sich verlängerte. Auch von anderen Bambusa-Arten werden schnelle Verlängerungen berichtet. Nach Wallich nahm z. B. Bambusa gigantea in ihrer Heimath in 31 Tagen um 7,85 m (309″ engl.) zu [3]). Sehr schnell vergrössert sich auch das Blatt von Victoria regia, das nach Caspary [4]) in 24 Stunden um 308,3 mm in die Länge und um 367 mm in die Breite wuchs (also pro Minute Breitenzuwachs = 0,255 mm). Der Gesammtzuwachs vollzieht sich aber hier in einer relativ langen wachsenden Region und die Wachsthumsschnelligkeit ist deshalb für nicht wenige kleinere Pflanzen ansehnlicher. So für Coprinus stercorarius, dessen Stiel während seiner lebhaftesten Streckung nach Brefeld [5]) pro Stunde um $^1/_2$ Zoll (Pariser? = 13,5 mm), also pro Minute um 0,225 mm sich verlängerte, ferner für Ancylistes Closterii, dessen Hyphenspitze Pfitzer (l. c.) im Maximum um 0,1 mm pro Minute fortrückend fand. Auch in diesen Fällen ist die Länge der wachsenden Zone und damit die mittlere Wachsthumsschnelligkeit nicht bestimmt. Die grösste Wachsthumsschnelligkeit wurde bisher von Askenasy [6]) für die Staubfäden von Triticum und Secale beobachtet, welche, zwischen den Spelzen eingeklemmt, am Wachsthum gehindert sind, und mit der Befreiung von diesem Hemmniss, d. h. mit Auseinanderweichen der Spelzen, sich nun sehr schnell verlängern, so dass sie in weniger als $^1/_2$ Stunde von 2—3 mm auf 12—15 mm heranwachsen. In der ersten Zeit dieses rapiden Wachsens hat u. a. Askenasy innerhalb 2 Minuten eine Verlängerung eines Filaments von 4 mm auf 7 mm, also pro Minute

1) Flora 1856, p. 167.
2) Monatsber. d. Berlin. Akad. 1872, p. 384.
3) Diese u. a. Angaben bei Caspary, Flora 1856, p. 139.
4) L. c., p. 136.
5) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 61.
6) Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F., II, p. 264.

Die Messungen wurden bei 250facher Vergrösserung angestellt, wobei ein Scalentheil des Schraubenmikrometers 0,00279 mm, der wahrscheinliche Messungsfehler $^2/_{10}$ eines Scalentheils betrug. Nachstehend ist in abgekürzter Form einer der Hofmeister'schen Versuche (Vers. I, p. 222) mitgetheilt, in welchem das Endzellenpaar eines Fadens gemessen wurde. Angegeben sind die direct abgelesenen Scalentheile und die in diesen ausgedrückten mittleren Zuwachse für 1 Minute des zwischen 2 Ablesungen verflossenen Zeitraums.

Zeit	Abgelesene Scalentheile	Zuwachs pr. 1 Minute
9 U. 28′	85,8	
- 31′	87,0	+ **0,4**
- 43′	90,0	+ 0,25
10 U. 5′	90,2	+ 0,09
- 10′	90,7	+ 0,1
- 12′	92,0	+ **0,65**
- 13′	91,8	— 0,2
11 U. —′	93,7	+ 0,04
- 10′	93,8	+ 0,01
- 15′	94,4	+ 0,12
- 25′	96,0	+ **0,32**
- 30′	96,1	+ 0,02

Eine zwar noch nicht direct gemessene, aber jedenfalls ansehnliche zeitweise Beschleunigung des Wachsthums erfahren offenbar die sich theilenden Zellen von Oedogonium. In diesen wird bekanntlich ein Zellstoffring angelegt, dann reisst die Mutterzellwand und durch Dehnung jenes wird ein cylindrisches Wandungsstück von erheblicher Länge eingeschaltet. Da aber diese Dehnung sehr schnell von statten geht, in günstigen Fällen in einer oder in wenigen Minuten zum grössten Theil vollendet ist, so muss jedenfalls eine bedeutende Beschleunigung des Wachsthums der bezüglichen Zelle stattfinden, die zuvor augenscheinlich nur sehr langsam, vielleicht kaum an Länge zunahm. Diese Pausen langsamen Wachsthums werden immerhin einige Zeit umfassen, da nach Hofmeister[1] bei warmem Wetter vom ersten Sichtbarwerden des Zellstoffringes bis zu dessen Dehnung 2 Stunden vergehen. Bei Messung des Zuwachses eines vielzelligen Fadens müssen natürlich Wachsthumsbeschleunigungen in kürzeren Intervallen auftreten. Dass diese aus inneren Ursachen entspringen, ist klar, und auch bei Spirogyra ist es gewiss nicht anders, obgleich aus Hofmeister'schen Mittheilungen nicht zu entnehmen ist, ob alle Sorgfalt auf vollkommene Constanz der äusseren Bedingungen verwandt wurde.

Als ich an einer Wurzel von Vicia faba in der schnellst wachsenden Region eine annähernd 1 mm lange Zone in $^1/_2$stündigen Intervallen auf ihre Wachsthumsschnelligkeit prüfte, fand ich im Maximum bis zu 7 Proc. steigende Abweichungen von der mittleren Wachsthumsschnelligkeit der bezüglichen Zone, die ungefähr 0,2 mm pro Stunde betrug. Die Wurzel befand sich dabei vertical stehend in Wasser, dessen Temperatur durchaus constant blieb. Die Ablesungen geschahen mikrometrisch an 2 Kanten der aufgetragenen Tuschmarken mit einem horizontal gestellten Mikroskop und gestatteten eine Genauigkeit bis zu $^1/_{100}$ mm. Bei Bestimmungen des Gesammtzuwachses ergaben sich gleichfalls nicht unerhebliche Hebungen und Senkungen der Wachsthumsschnelligkeit[2].

Auf den Gesammtzuwachs an Stengeln, Blüthenschäften u. s. w. beziehen sich auch die Untersuchungen von Sachs[3] und Reinke[4], aus denen gleichfalls hervorgeht, dass auto-

1) Pflanzenzelle 1867, p. 102. — Ueber den Vorgang vgl. auch Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 193.

2) Solche fand auch Askenasy, Flora 1873, p. 228. Vgl. auch Strehl, Unters. über das Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 43.

3) Arbeit. d. Bot. Instit. in Würzburg 1872, Bd. I, p. 103.

4) Unters. über d. Wachsthumsgeschwindigkeit, Separatabz. aus Verhandl. d. bot. Vereins für Brandenburg 1872, Bd. 14; Bot. Ztg. 1876, p. 122.

nome Oscillationen des Wachsthums bestehen. Jedenfalls treten solche bei $^1/_4$—$^1/_2$stündigen Beobachtungen hervor, während es zweifelhaft bleiben muss, ob die Hebungen und Senkungen innerhalb weniger Minuten, welche Reinke annimmt, nicht durch Fehler der Beobachtungsmethode erzielt sind. Jedenfalls bieten die Experimente Reinke's keine Garantie, dass geringe Nutationen, Ausdehnung der Drähte, mit denen die Pflanze an die Apparate gekuppelt war, u. s. w., nicht die Ursache kleiner Schwankungen wurden. — Uebrigens finden sich die autonomen Oscillationen an den im Licht und im Dunklen cultivirten Pflanzen, und begreiflicher Weise haben die in verschiedenen Pflanzen gleichzeitig stattfindenden Schwankungen keinen gleichsinnigen Verlauf, wie es für die durch den Wechsel äusserer Verhältnisse veranlassten Wachsthumsveränderungen der Fall sein würde.

Voraussichtlich sind auch die von Caspary[1]) an den Blättern von Victoria regia beobachteten, sich in kürzeren Intervallen wiederholenden Wachsthumsschwankungen theilweise autonome Oscillationen, doch fehlt der exacte Beweis für Unabhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Das gilt auch für die Beobachtungen Pfitzer's[2]) an Ancylistes Closterii, in denen die Reibung an Objectträger und Deckglas ein influirender Factor gewesen sein kann. Thatsächlich fand Pfitzer schon innerhalb einiger Minuten die Schnelligkeit variirend, mit der die Hyphenspitze dieses Pilzes im Gesichtsfeld des Mikroskopes fortrückte.

Der Verlauf der autonomen Oscillationen kürzerer Dauer wird kaum durch die bisherigen Beobachtungen exact gekennzeichnet. Uebrigens scheinen an Stengeln, auch nach Hofmeister's Beobachtungen an Spirogyra, die unmittelbar aufeinanderfolgenden Schwankungen nach Zeitdauer und Amplitude wesentlich verschieden sein zu können.

Der Anstoss zu diesen autonomen Oscillationen geht von inneren unbekannten Ursachen aus, und offenbar werden mit den verschiedenen mechanischen Mitteln Schwankungen erzielt, die einen Einfluss auf das Wachsthum haben. Eine Zerreissung der relativ resistenten Zellhaut, wie sie bei Oedogonium zu Stande kommt, ist u. a. bei Spirogyra nicht bemerklich, übrigens mögen in Gewebecomplexen gleichfalls plötzliche Ausgleichungen von Spannungen zuweilen wirksam sein. Ausserdem ist bekannt, dass ohne Wachsthum und in vorübergehender Weise in Bewegungsgelenken die Dehnkräfte variiren, durch solche Oscillationen aber würden in wachsenden Organen gleichfalls Hebungen, resp. Senkungen der Zuwachsbewegung erzeugt werden.

Grösse der Zuwachsbewegung. Als Beispiel schnellen Wachsthums sei hier erwähnt, dass der Stengel von Bambusa arundinacea in Kew während 24 Stunden sich um 0,609—0,913 m (= 2′—3′ engl.), also pro Minute, wenn wir den grössten Zuwachs berücksichtigen, um 0,643 mm sich verlängerte. Auch von anderen Bambusa-Arten werden schnelle Verlängerungen berichtet. Nach Wallich nahm z. B. Bambusa gigantea in ihrer Heimath in 31 Tagen um 7,85 m (309″ engl.) zu[3]). Sehr schnell vergrössert sich auch das Blatt von Victoria regia, das nach Caspary[4]) in 24 Stunden um 308,3 mm in die Länge und um 367 mm in die Breite wuchs (also pro Minute Breitenzuwachs = 0,255 mm). Der Gesammtzuwachs vollzieht sich aber hier in einer relativ langen wachsenden Region und die Wachsthumsschnelligkeit ist deshalb für nicht wenige kleinere Pflanzen ansehnlicher. So für Coprinus stercorarius, dessen Stiel während seiner lebhaftesten Streckung nach Brefeld[5]) pro Stunde um $^1/_2$ Zoll (Pariser? = 13,5 mm), also pro Minute um 0,225 mm sich verlängerte, ferner für Ancylistes Closterii, dessen Hyphenspitze Pfitzer (l. c.) im Maximum um 0,1 mm pro Minute fortrückend fand. Auch in diesen Fällen ist die Länge der wachsenden Zone und damit die mittlere Wachsthumsschnelligkeit nicht bestimmt. Die grösste Wachsthumsschnelligkeit wurde bisher von Askenasy[6]) für die Staubfäden von Triticum und Secale beobachtet, welche, zwischen den Spelzen eingeklemmt, am Wachsthum gehindert sind, und mit der Befreiung von diesem Hemmniss, d. h. mit Auseinanderweichen der Spelzen, sich nun sehr schnell verlängern, so dass sie in weniger als $^1/_2$ Stunde von 2—3 mm auf 12—15 mm heranwachsen. In der ersten Zeit dieses rapiden Wachsens hat u. a. Askenasy innerhalb 2 Minuten eine Verlängerung eines Filaments von 4 mm auf 7 mm, also pro Minute

1) Flora 1856, p. 167. 2) Monatsber. d. Berlin. Akad. 1872, p. 384.
3) Diese u. a. Angaben bei Caspary, Flora 1856, p. 139. 4) L. c., p. 136.
5) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 61.
6) Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, N. F., II, p. 264.

eine Verlängerung um 37,5 Procent gefunden. Ferner ist die Wachsthumsgeschwindigkeit ansehnlich in den Phasen schnellsten Wachsthums bei Spirogyra, deren Gliedzellen pro Minute um 7—7½ Proc. ihrer Länge zunehmen (vgl. p. 81). In der schnellst wachsenden Region von Faba vulgaris fand u. a. Sachs[1]) einmal eine zuvor 1 mm lange Zone in 6 Stunden auf 3,2 mm vergrössert, woraus sich die mittlere Wachsthumsschnelligkeit pro Minute zu 0,0061 mm berechnet.

Zumeist ist indess die Zuwachsbewegung geringer, und manche Pflanzen vergrössern sich bekanntlich nur sehr langsam. Unter den niederen Pflanzen zählen u. a. die meisten steinbewohnenden und rindenbewohnenden Flechten zu den sehr langsam wachsenden Pflanzen, über deren Vergrösserung einige Beobachtungen von C. F. W. Meyer[2]) vorliegen. Weitere Beispiele für die Schnelligkeit der Zuwachsbewegung finden sich in den das Wachsthum behandelnden citirten Arbeiten. Ausserdem mag hier noch hinsichtlich des Wachsthums von Pilzen hingewiesen sein auf H. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 323; Loew, Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien 1867, p. 634, u. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 474; J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 11, p. 457. Beobachtungen über die Verlängerung der Pollenschläuche finden sich bei Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung 1877, p. 23.

Methoden der Zuwachsmessungen.

§ 19. Ansehnlichere Zuwachse kann man einfach durch Anlegen eines Maassstabes messen, während es zu Bestimmungen geringerer Verlängerungen der Vergrösserung durch Mikroskop, Fernrohr oder Hebel bedarf[3]). Da in dem letzteren Falle die Pflanze mit Fäden an den Apparat gekuppelt werden muss, und hierdurch, sowie durch das zur Spannung der Fäden nöthige Gewicht das Wachsthum beeinflusst werden kann[4]), so wird oft mikroskopische Ablesung, auch wenn es sich um den Gesammtzuwachs handelt, den Vorzug verdienen. Diese ist zudem zum Verfolgen der Zuwachsbewegung in kleineren Objecten brauchbar, welche eine Befestigung mittelst eines Fadens nicht gestatten. Uebrigens kann der Verlauf des Wachsthums durch Beobachtung der Bewegung einer Marke sehr genau bestimmt werden, wenn man bei zitterfreier Aufstellung die Spitze einer Wurzel, eines Pilzfadens oder eine in der Nähe des Vegetationspunctes eines Stengels angebrachte Tuschmarke fixirt und deren Fortrücken auf der Scala eines Ocularglasmikrometers bestimmt.

Bei Beobachtung vertical wachsender Pflanzentheile bedarf es eines horizontal gestellten Mikroskopes (oder Fernrohrs). Ich benutze hierzu ein nach Quincke's Angabe construirtes Mikroskop mit ansehnlichem Focalabstand des Objectivs, das in nachstehender Weise montirt ist[5]). Der Tubus des Mikroskopes (in Fig. 8) wird durch den Trieb (*t*) auf das zu beobachtende Object einge-

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 425.

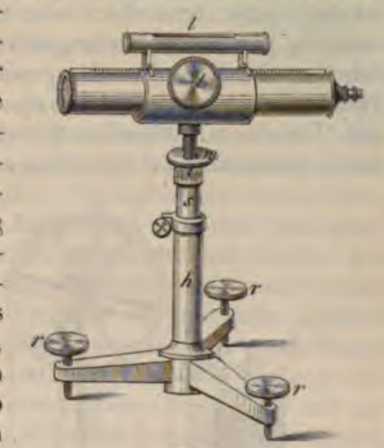
2) Nebenstunden meiner Beschäftigungen im Gebiete der Pflanzenkunde 1825, p. 39.

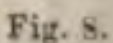
3) Wenn man Glasmaassstäbe vor die Pflanze stellt und so die Entfernung zweier Marken mittelst Fernrohr bestimmt, können schon Zuwachse von $^1/_{10}$ mm sicher gemessen werden.

4) Vgl. II, p. 62.

5) Ein ähnlicher Apparat wurde auch bei Sachs benutzt, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 135. — Der optische Theil meines Instrumentes ist von Wappenhans in Berlin, die Montirung von Mechanikus Albrecht in Tübingen gefertigt. Die Messung geotropisch sich krümmender Objecte in horizontaler Lage, wie es von Askenasy (Flora 1873, p. 226) geschah, ist methodisch unvollkommen. Uebrigens sind mikrometrische Messungen zur Bestimmung der Zuwachsbewegung mehrfach schon in früherer Zeit ausgeführt.

stellt. Zur groben Verschiebung in verticaler Richtung dient die in der Hülse *h* bewegliche Säule *s*, während mit der Micrometerschraube *m* die feine Einstellung erzielt und das Object von neuem eingestellt wird, wenn es die Scala des Ocularmicrometers durchlaufen hat. Mit Hülfe dieser genau gleichförmig geschnittenen Schraube kann man zugleich, analog wie mit einem Kathetometer, grössere, das Gesichtsfeld überschreitende Distanzmarken messen. Bei meinem Instrument entspricht eine Umdrehung 0,792 mm, und auf der in 100 Theile getheilten Trommel können $1/2$ Theilstriche exact abgelesen werden. Die Horizontalstellung des Tubus wird durch die Stellschrauben *r* erreicht, und durch die Libelle *l* controlirt. Bringt man in der Säule ein nickendes Gelenk an, so lässt sich das Mikroskop auch senkrecht gegen horizontal stehende oder einen spitzen Winkel mit der Vertikalen bildende Objecte richten.




Fig. 8.

Die Hebelvergrösserung ist ausgedehnter zuerst von Sachs verwandt, und der von diesem »Zeiger am Bogen« genannte Apparat ist besonders auch zur Demonstration geeignet[1]). In Fig. 9 ist der an der Pflanze angekuppelte Faden *f* über die auf den Mittelpunct des Quadranten *q* centrirte Rolle *r* geführt, an welcher einerseits der Zeiger *z*, anderseits der Arm *a* befestigt ist, der durch eine Durchbrechung den Faden *f* zu führen erlaubt, und weiterhin die zum Aequilibriren des Zeigergewichtes, resp. zur Herstellung eines gewissen einseitigen Uebergewichts dienende verstellbare Kugel *k* trägt. Die beiderseitigen statischen Momente bleiben so-

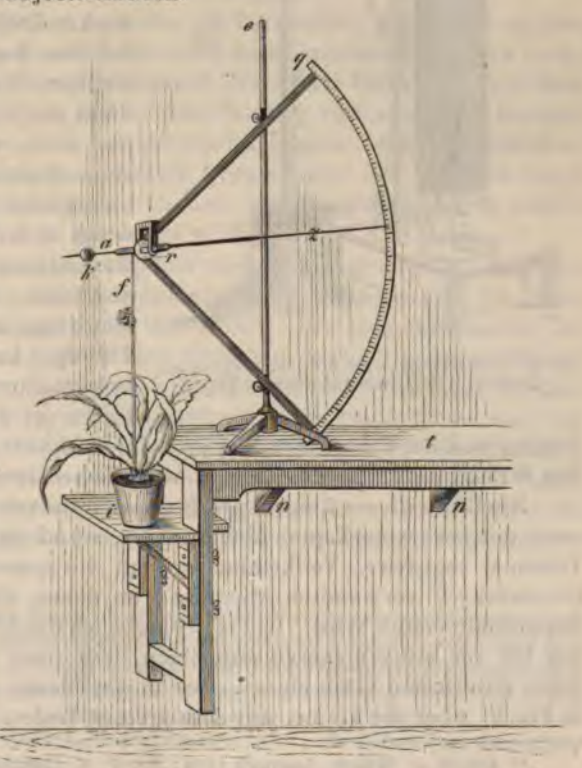


Fig. 9.

1) Lehrbuch 1870, II. Aufl., p. 682.

mit relativ unverändert, und der Fehler, welcher im Sachs'schen Apparat aus dem mit der Lagenänderung des Zeigers veränderlichen statischen Momente entspringt, ist dann ganz vermieden, wenn man den Zeiger vollkommen äquilibrirt und das einseitig gewünschte Uebergewicht durch einen entsprechend über die Rolle geführten, durch ein Gewicht gespannten Faden herstellt. Mit Verlängerung der Pflanze sinkt natürlich der aus einem sich verjüngenden Messingrohr gebildete Zeiger. Um einem Auditorium demonstrirbare Senkungen zu erreichen, benutze ich einen Quadranten mit 70 cm Radius, der bei kleiner Rolle (r in Fig. 9) eine ungefähr 43fache Vergrösserung des Zuwachses ergibt. Der Quadrant ist an schwerem Eisenstativ e verschiebbar, muss aber nothwendig zitterfrei, also auf einem aufgemauerten Pfeiler oder auf einem an einer massiven Wand angeschlagenen Consoltisch aufgestellt werden. Eine vortheilhafte Einrichtung letzterer Art, wie ich sie im Tübinger Institut anbrachte, versinnlicht die Fig. 9. Es ist hier ein Tisch t an der Wand mit sehr starken Trägern n befestigt, dessen nicht auf den Boden ragende Beine das verstellbare Tischchen i tragen. Letzteres dient zur Aufstellung grösserer Pflanzen, um so zu erreichen, dass der Zeigerapparat nicht in eine für den Beobachter unbequeme Höhe gerückt werden muss, wozu andernfalls eine zweite Rollentransmission, wie sie auch Sachs (l. c.) anwandte, nöthig sein würde. Bei den allerdings sehr massiven Wänden des Tübinger Instituts macht sich an dem so aufgestellten Apparate ein kräftiges Auftreten im Zimmer, ein Zuschlagen der Thüren und ein Fahren von Wagen auf der freilich nicht unmittelbar anstossenden Strasse im Gange des Zeigers nicht bemerklich.



Fig. 10. *a* Stellschrauben zur Horizontalstellung des Kastens; *d* Hebel zum Aufziehen der Uhr.

Mit Hülfe dieses Zeigers am Bogen wurde von Sachs[1]) das Wachsthum auf einer mit berusstem Papier überzogenen, stündlich eine Umdrehung machenden Trommel registrirt. Vollkommener sind die späterhin von Wiesner[2]) und von Baranetzky[3]) verwandten Apparate, an denen die Vergrösserung durch eine Doppelrolle erzielt wird. In Fig. 10 gebe ich die Abbildung eines Instrumentes, das ich vor einigen Jahren anfertigen liess, und das sich zur Aufstellung auf jeden zitterfreien Tisch eignet. Der an die Pflanze gekuppelte Faden wird (wie in Fig. 9) über die kleine, mit dem grossen Rade r verkettete und auf gleichen

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 113. Sachs nennt den Apparat »selbstregistrirendes Auxanometer«.

2) Flora 1876, p. 466.

3) Die tägliche Periodicität d. Längenwachsthums 1879, p. 21.

Mittelpunct genauest centrirte Rolle *x* geführt. Ein an dem grösseren Rad befestigter und um dieses geschlungener Faden trägt den in unserer Aufstellung mit dem Zuwachs sich senkenden Zeiger *z*, der durch ein an einem entgegengesetzt geschlungenen Faden befestigtes Gewicht *g* äquilibrirt wird. Die berusste Trommel *t* wird durch ein in einem schweren Eisenkasten *l* befindliches Federuhrwerk getrieben, dessen Regulation ein conisches Pendel *p* besorgt. Die 70 cm hohe Trommel erlaubt durch Umsetzungen der Führungsachse *f* eine centrale und eine excentrische Stellung, kann ausserdem mitsammt der Achse sehr leicht aus den Lagern (bei *l*) entfernt werden. Die Spitze des horizontalen, aus Messing gefertigten und nicht zu leichten Zeigers hat, wie die Figur zeigt, auf der Trommel zu schleifen, die in einer Stunde eine Umdrehung macht. Die Anpressung gegen die Trommel wird durch eine dem Faden gegebene Torsion erreicht, und wenn die excentrisch gestellte Trommel nur zeitweise gestreift werden soll, gleitet der Zeiger inzwischen auf der zwischen den verstellbaren Backen *b* ausgespannten Darmsaite. Der Apparat arbeitet bei zitterfreier und genau verticaler Aufstellung recht gut, und eine genaue Controle hat mir gezeigt, dass die Fehler so weit eingeengt sind, als es bei Registririnstrumenten überhaupt zu erwarten ist. In der hier abgebildeten Zusammenstellung liefert der Apparat eine 15fache Vergrösserung des Wachsens [1]).

Sehr brauchbar sind offenbar auch die von Baranetzky (l. c.) angewandten Apparate, unter denen der eine die Trommel nicht constant, sondern ruckweise, alle Stunde einmal, um einen kleinen Bruchtheil ihres Umfanges fortbewegt. Der Zeiger wird hier somit abwechselnd verticale und horizontale Striche, also insgesammt eine Treppenfigur zeichnen. Die Verticalstriche geben den vergrösserten Zuwachs während 1 Stunde an, der bei den continuirlich sich drehenden Trommeln durch den verticalen Abstand je zweier Striche der beschriebenen Spirale gemessen wird.

Eine Kritik der Fehlerquellen kann hier nicht gegeben werden. Es fallen diese zum geringsten Theil in die Messapparate selbst, dagegen sind die Nutationen der Pflanze, die Volumänderung der Erde [2]), die Längenänderung der angekuppelten Fäden u. s. w. sämmtlich Ursachen kleiner unvermeidlicher Fehler, die mit schwankender Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. sogar ansehnlich werden. Der hygroskopischen Eigenschaften halber empfiehlt es sich, nur für die über die Rolle laufenden Theile der Fäden Hanffaden oder Seidenfaden [3]), ausserdem Platindrath zu nehmen. Bei schwächeren Vergrösserungen lassen sich diese Fehler auf unschädliche Grössen einengen, nicht so leicht, wenn die Vergrösserungen sehr gesteigert werden. Deshalb haben auch die Experimente

---

1) Die Temperatur wird gleichzeitig durch ein Wild'sches Registrirthermometer registrirt, das in seiner jetzigen, von Hasler gelieferten Form vortrefflich arbeitet. Uebrigens lässt sich die Temperaturschwankung in einem Zimmer unter Zuhülfenahme von Meidingeröfen, eventuell auch unter Verwendung eines durch Thermoregulator regulirten Gasöfchens, resp. durch Combination beider, auf enge Grenzen einschränken.

2) Mit Vortheil wendet man dieserhalb Wasserculturen an, die zudem eine unverrückbare Befestigung der Pflanze gestatten.

3) Da Hanffaden sich bei Aufnahme von hygroskopischem Wasser verkürzt, Seidenfaden sich verlängert, so kann man aus beiden Fäden construiren, die den bezüglichen Fehler ziemlich compensiren.

Reinke's[1]) wenig Bedeutung, in denen die Fehlergrenzen nicht kritisch behandelt sind und demgemäss nicht zu sagen ist, ob die bei sehr geringem absoluten Zuwachs bemerklichen Schwankungen in der Wachsthumsbewegung der Pflanze oder in der Methode liegen. Eine Schilderung der von Reinke angewandten Apparate, die übrigens alle eine Ankuppelung der Pflanze erforderten, unterlasse ich deshalb, da dieselben von den oben angegebenen Principien nur darin abweichen, dass die Drehungen einer Rolle durch in der Physik übliche Messungsmethoden stark vergrössert zur Beobachtung kommen.

Um die Vertheilung des Wachsens innerhalb der wachsenden Region zu ermitteln, setzt man am einfachsten mit feinem Marderpinsel Tuschstriche auf[2]). Die Entfernung dieser ist dann mit Maassstab oder mit horizontal oder vertical stehendem Mikroskop zu messen. In letzterem Falle müssen irgend welche scharfe Ecken oder Kanten als Distanzmarken eingehalten werden[3]). Dieses kann selbst bei sehr schnellem Wachsthum der die Marke tragenden Strecke mit grosser Genauigkeit, wenigstens für nicht zu ausgedehnte Zeit geschehen. Das Breiterwerden der Marken mit dem Wachsthum bringt übrigens bei einfachen Messungen mit Maassstab gewisse Fehler mit sich[4]). Wie auch mit Hülfe natürlich gegebener Marken, ferner durch Vergleich successiv gebildeter Internodien u. s. w. die Zuwachsbewegung ermittelt werden kann, wurde früher besprochen (p. 69 u. 78).

Handelt es sich darum, an gekrümmten oder während eines Versuchs sich krümmenden Organen Zuwachse zu messen, so kann dieses durch Anlegen von Papierstreifen, die eine Millimetertheilung haben, geschehen oder auch mittelst eines Kreisbogens, der in äquidistante Bogenstücke von bekannter Länge getheilt ist. Da jedesmal ein der vorhandenen Krümmung möglichst entsprechender Kreisbogen auszusuchen ist, kann man auf eine Glimmerplatte ein System concentrischer Kreise einritzen[5]). Auch lassen sich mit einigermaassen kräftigen Pflanzentheilen gute Messungsresultate erzielen, indem man ein leicht bewegliches Zählrad über die zu messende Strecke führt. Sind die Zuwachse einzelner Zonen zu bestimmen, so erhält man die genauesten Resultate mit mikrometrischer Messung, wobei die Distanzmarken so weit genähert sein müssen, dass der Bogen als gerade Linie betrachtet werden kann[6]). Die Bogenlänge aus der gemessenen Sehne und dem sinus versus zu berechnen, wie es Hofmeister[7]) that, ist eine der Regel nach keine Vortheile bietende Methode.

Um die Umfangänderung von Pflanzentheilen zu messen, ist von Hales (l. c. p. 74), Duhamel, Reinke[8]) ein um jene geschlungener Drath benutzt, der, wenn er auf der einen Seite gut befestigt wird, durch das Vorrücken oder Zu-

---

1) Bot. Ztg. 1876, p. 105. Vgl. Flora 1876, p. 108, 182, 329.

2) Im Princip verfuhr schon so Hales (Statik 1748, p. 186, 193). Ferner Duhamel (Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 36), Cotta (Naturbeob. üb. d. Bewegung d. Saftes 1806, p. 64) u. A. Das Markiren mit Hülfe eines Zahnrades, welches Grisebach (Archiv f. Naturgesch. 1843, Jahrg. IX, Bd. 1, p. 269) benutzte, ist für zartere Gewächse nicht anwendbar und liefert zudem etwas grobe Striche.

3) Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 27 u. 167.

4) Vgl. darüber Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 421.

5) Sachs, l. c., p. 391.

6) Pfeffer, l. c.

7) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 250.

8) Bot. Ztg. 1876, p. 148 u. 114.

rückgehen des freien, durch ein Gewicht gespannten Endes die Umfangänderung angibt. Ferner sind Fühlhebel, Tastzirkel und Sphärometer in verschiedenen Modificationen zu Bestimmungen der Dicke eines Pflanzentheils verwendbar. Ebenso gestatten auf der Peripherie aufgetragene Distanzmarken eine mikrometrische Bestimmung der Umfangänderung[1].

Dickenzuwachs.

§ 20. Hinsichtlich der senkrecht zur Längsachse gerichteten Zuwachsbewegung, die übrigens bisher weniger verfolgt wurde, gelten offenbar im Wesentlichen dieselben Gesichtspuncte wie für den Verlauf des Längenwachsthums. Die Existenz der grossen Periode ergibt sich ja unmittelbar aus Erfahrungen. Denn z. B. eine dem Holzkörper vom Cambium aus aggregirte Zelle, resp. ein Cylindermantel aus Zellen wächst nur eine gewisse Zeit, um weiterhin die gewonnene Mächtigkeit in den Jahresringen zu bewahren. Auch wirken bei dem Dickenwachsthum Druck- und Zugspannungen in analogem Sinne, wie im Längenwachsthum. Während des Dickenwachsthums erfährt die Zuwachsbewegung nach Reinke's[2] Beobachtungen an Datura, in analogem Sinne wie das Längenwachsthum, in kurzen Intervallen Hebungen und Senkungen.

Bekanntlich findet häufig in einem Organe gleichzeitig Dicken- und Längenwachsthum statt, doch ist jenes nicht selten am ausgiebigsten thätig, wenn dieses verlangsamt oder ganz eingestellt wurde. Die Paraboloidform der sich verlängernden Zone der Wurzel, des Stammes, von Pterothamnion und anderen Algen lehrt sogleich, dass hier Dicken- und Längenwachsthum gleichzeitig thätig sind. Weiter ist aber bekannt, dass Internodien und Wurzeln von Bäumen u. s. w. erst nach vollendetem Längenwachsthum energisch in die Dicke wachsen[3], zugleich zeigt u. a. das intercalare Wachsthum der gleichen Durchmesser bewahrenden Fäden von Spirogyra, dass Längenwachsthum ohne Dickenwachsthum verlaufen kann.

Eine gewisse Correlation in dem Sinne, dass ein gefördertes Längenwachsthum das Dickenwachsthum beeinträchtigt und umgekehrt, ist übrigens nicht zu verkennen. So fallen bei Lichtabschluss erzogene etiolirte Stengel oder Thallome von Marchantia u. s. w. länger, aber im Allgemeinen dünner (resp. schmäler) aus, und die Wurzeln vieler Pflanzen erfahren während des Dickenwachsthums eine erhebliche Verkürzung. Diese beginnt offenbar bald nach vollendetem Längenwachsthum, wie aus einigen Bemerkungen von Sachs[4] hervorgeht, erreicht aber erst weiterhin ansehnliche Werthe, und scheint nach den Beobachtungen von de Vries mit dem Dickenwachsthum beschleunigt zu werden.

Diese Verkürzung kann recht ansehnlich ausfallen, denn sie erreichte bei der Rübe in 2—3 Wochen bis 10 Procent, beim Klee 10—25 Procent, als de

---

1) Vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 23.
2) Bot. Ztg. 1876, p. 153.
3) Vgl. Mohl, Bot. Ztg. 1844, p. 114.
4) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 419.

Vries[1]) die Hauptwurzeln junger Pflanzen mit 2 Marken versah und deren Entfernung wieder mass, nachdem die Objecte während der angegebenen Zeit in Wasser oder in Erde weiter cultivirt worden waren. Eine solche Verkürzung ist aber augenscheinlich weit verbreitet, denn sie ist jedenfalls die wesentliche Ursache, durch welche die Keimlinge vieler Pflanzen tiefer und nicht selten gänzlich in den Boden gezogen werden, ein für die Oeconomie der Pflanze als Befestigungsmittel, Schutzeinrichtung u. s. w. bedeutungsvoller Vorgang[2]).

De Vries hat nun auch gezeigt, dass diese Verkürzung in der That eine Folge des Wachsthums, nicht etwa eines durch Absterben von Geweben herbeigeführten Zusammenschrumpfens ist, und schon deshalb nicht sein kann, weil mit Aufhebung des Turgors oder mit Tödtung die Wurzeln sich verlängern. Schon früher (II, § 5 u. 8) ist mitgetheilt, dass die Cambialzellen der Wurzel nach vollendetem Längenwachsthum in der Längsrichtung der Wurzel negativ und dieserhalb Gefässbündel und Epidermis positiv gespannt sind, dass dieses eine Folge des Bestrebens der wachsthumsfähigen Zellen ist, sich radial auszudehnen, ihre Längsachse aber zu verkleinern. In diesem Sinne wachsen nun auch die Zellen, und die negative Spannung wird ansehnlich genug, um eine Compression des Gefässbündelcylinders sowie der Epidermis herbeizuführen. Jener wird deshalb häufig in der älteren Wurzel wellig hin und hergebogen[3]), während die Epidermis und die anstossenden, nicht wachsthumsfähigen Gewebe Periderm u. s. w.) durch Compression wellige Faltungen annehmen, die an manchen Wurzeln sehr bemerklich hervortreten[4]).

Bei Vorhandensein eines thätigen Cambiumringes werden bekanntlich von diesem aus, analog wie von dem Urmeristem, Zuwachselemente nach zwei Seiten hin, für das Holz und für die Rinde, abgegeben. Die dem Holz aggregirten Zelllagen dürften wohl im Allgemeinen nach 2 Jahren, sehr gewöhnlich aber in viel kürzerer Zeit ihre grosse Periode durchlaufen haben, dagegen dauert in der Rinde, welche durch die Ausbildung der Zuwachselemente passiv gedehnt wird, das Wachsthum zuweilen viel länger. So beginnt z. B. bei der Weisstanne die Borkebildung erst nach einer Reihe von Jahren, und bei der Mistel sterben Epidermis und Rindenparenchym überhaupt nicht ab, wachsen also während der ganzen Reihe von Jahren, in welcher der Stengel sich freilich nicht sehr ansehnlich verdickt. Immerhin fällt die hier nöthige Umfangserweiterung der peripherischen Gewebe nicht allein auf passive Dehnung, in der freilich eine wesentliche Ursache des Wachsens in tangentialer Richtung liegt, so wie umgekehrt auch der von der negativ gespannten Rinde ausgeübte Druck der Vergrösserung der Zuwachselemente frühzeitige Schranken setzt, wie noch näher in § 36 zu besprechen sein wird.

Da eine der Rinde aggregirte Cambialzelle (also ein Zuwachselement) zuerst auf dem Querschnitt in tangentialer Richtung einen grösseren Durchmesser, als in radialer Richtung zu haben pflegt, weiterhin aber zumeist in Richtung des Radius relativ an Durchmesser ge-

---

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 37; 1879, Bd. 8, p. 474; 1877, Bd. 6, p. 928.

2) Dieses Einziehen der Keimlinge in den Boden wurde zuerst von Tittmann (Flora 1819, Bd. 2, p. 653) beobachtet. Dass solches bei vielen, jedoch nicht bei allen Pflanzen vorkommt, hob dann C. Schimper hervor (cit. nach Winkler, Flora 1880, p. 342). Winkler (l. c. u. Verhandl. d. Brandenb. bot. Vereins 1874, Bd. 16, p. 16) stellte einige fernere Beobachtungen in dieser Richtung an. Vgl. auch Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 52.

3) De Vries, l. c., 1880, p. 40.

4) Letzteres wurde schon beobachtet von Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 233; desgl. von Irmisch, Beiträge z. vergl. Morphologie. Ueber einige Aroiden, Abhandl. d. naturf. Ges. in Halle 1872, Bd. 13, p. 11.

winnt, so muss das radial gerichtete Wachsthum verhältnissmässig überwiegen. Indess gilt dieses, wie insbesondere die parenchymatisch bleibenden Zellen lehren; nur für gewisse Zeit, denn weiterhin werden diese Zellen gewöhnlich wieder tangential gestreckt. Letzteres ist offenbar eine Folge des durch die bezügliche Dehnung gesteigerten tangentialen Wachsthums, während die radiale Zunahme der Regel nach durch Wachsthum erzielende Kräfte erzielt werden dürfte, welche in der Zelle selbst ihren Sitz haben und die fragliche Gestaltung herbeiführen, obgleich der radiale Druck der negativ gespannten Gewebe hemmend entgegentritt. In Folge des tangential gesteigerten Wachsthums erfolgen zeitweise in dazu senkrechter radialer Richtung Zelltheilungen, so dass einer Cambiumzelle nach Aussen hin zwei oder einige Zellen in den concentrischen Zuwachslagen entsprechen. Uebrigens kann ich hier auf die Anordnung der Zellen in der Rinde, sowie auf die Vertheilung der Zuwachsbewegung, so weit darüber Thatsächliches bekannt ist, nicht weiter eingehen und muss auf Nägeli[1]) und Detlefsen[2]) verweisen.

In Pflanzen, deren Markkanal sich erweitert, wie in den hohl werdenden Stengeln von Gräsern, Phytolacca, Humulus, muss natürlich im Holzkörper in tangentialer Richtung Zuwachs geschaffen werden. Auch dieses geschieht durch die in den bezüglichen Elementen des Holzkörpers entwickelten Bestrebungen, da ja gleichfalls die negativ gespannte Rinde dem entgegenwirkt und zugleich das Mark eben durch das Wachsthum passiv gedehnt und zerrissen wird (II, § 8). Harting[3]) hat auch gefunden, dass da, wo der Markkanal sich erweitert, Einschiebung neuer Zellen in tangentialer Richtung längere Zeit im Holzkörper fortdauert, während solche frühzeitig aufhört, wenn keine Erweiterung des Markkanals stattfindet.

Wachsthum und Zelltheilung.

§ 21. Einzellig bleibende Pflanzen, wie Caulerpa, Vaucheria, Mucor lehren sogleich, dass der spezifische Verlauf des Wachsens unabhängig von der Zelltheilung ist. Dagegen wird diese, wo sie Platz greift, durch ein vorausgegangenes Wachsthum in jedem Falle bedingt, denn ohne solches würde der Raum für fernere Fächerung durch Wände bald fehlen. Dabei kann dann Zelltheilung und Wachsthum zusammenfallen oder zeitlich getrennt verlaufen. Erst nach vollendetem Wachsthum, d. h. in den mit ihrer Bildung ausgewachsenen Segmenten beginnt die Zelltheilung u. a. in den Gliedzellen von Sphacelaria[4]), während in Pterothamnion, Callithamnion[5]) und in anderen Algen die ausgiebige Verlängerung der Segmente ohne Zelltheilung erfolgt. Gleiches bieten auch die zu ansehnlicher Länge heranwachsenden Internodien von Chara, während die kurz bleibenden Nodien dieser Pflanze in Zellen zerfallen.

Eine nähere Bestimmung, wie weit in bestimmten Phasen der grossen Periode das Wachsthum von Zelltheilungen begleitet ist, hat also nur für concrete Fälle Bedeutung und kann spezifisch different für einzelne Zuwachselemente, sowie für die in einem Zuwachselement sich ausbildenden Elementarorgane sein. Dass diese in den Geweben höherer Pflanzen ungleiche Länge erreichen, ist ja bekannt, ebenso dass die Milchzellen von Euphorbia u. s. w. sich überhaupt nicht während ihrer Verlängerung in Zellen theilen. Es ist deshalb auch nicht nöthig, hier näher auf diesen Gegenstand einzugehen, und

---

1) Beiträge z. wiss. Bot. 1868, Heft IV, p. 13.
2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 18.
3) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 553.
4) Geyler, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 486.
5) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, Taf. V—VII; Askenasy, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1878, N. F., II, Bd. 2, p. 30.

[illegible] Zelltheilung [illegible].

[illegible] bei Etiolement [illegible] verlängert, werden auch die Zellen länger als in der Lichtpflanze, obgleich zugleich die Zahl der Theilungen mit dem Wachsthum gesteigert wird (II, § 31). Wo aber, wie z. B. bei [illegible] Zelltheilung nicht eintritt, wird solche durch Etiolement gleichfalls nicht herbeigeführt.

Zwischen Wachsthum und Zelltheilung besteht also nur die allgemeine Beziehung, dass jenes vorausgehen muss, um Theilung, wo solche zutrifft, zu ermöglichen, ohne dass ein näheres Causalverhältniss zwischen beiden ermittelt wurde, das übrigens recht wohl in einem nur ganz indirecten Zusammenhang bestehen kann. Ein Blick in diesen ist wohl kaum zu erhoffen, ehe einige Einsicht erlangt, durch welche Ursachen und mechanischen Mittel die Zelltheilung im Protoplasma veranlasst und ausgeführt wird. Hierüber geben uns die in jüngerer Zeit sorgfältig studirten morphologischen Vorgänge keinen bestimmten Aufschluss, und es ist deshalb keine Veranlassung, auf diese, auch nicht auf das Verhältniss zwischen Kerntheilung und Zelltheilung, einzugehen[4]. Das Zusammenführen von Stärke und andern Körnchen in die Zellplatte (I, § 57) müssen wir eben auch als Thatsache hinnehmen, und es ist zur Zeit noch unbestimmt, ob hiermit vielleicht eine Art mechanischer Zerschneidung des Proto-

1) Näheres Harting, Linnaea 1847, Bd. 19, p. 537; Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 417. Ältere Lit. vgl. Treviranus, Physiol. 1838, Bd. 2, p. 124. — Auch bei Moll (De invloed van Celdeeling en Celstrecking op den Groei, 1876) finden sich bezügliche Angaben (vgl. p. 67), indess ist von diesem Forscher das Wachsthum in seiner Beziehung zur Zelltheilung unrichtig aufgefasst.

2) Askenasy, Bot. Ztg. 1874, p. 237.

3) Sphacelarienreihe, 1873, Taf. 3.

4) Näheres bei Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl.

plasmakörpers erzielt wird. Dass aber mit solcher eine Zelltheilung erzielt werden kann, ist wieder Thatsache. Selbst in den sonst einzellig bleibenden Schläuchen von Vaucheria fügt der Protoplasmakörper eine abschliessende Querwand ein, wenn jener etwa durch Quetschung in seiner Continuität unterbrochen wurde. Es ist dieses eben Folge der Eigenschaft dieses und vieler anderer Protoplasmakörper, an freigelegter Aussenfläche Zellwand zu erzeugen.

Die neu entstehenden Wände treffen in der Regel unter rechtem Winkel auf die schon vorhandenen Wände, so dass gewöhnlich eine rechtwinklige Schneidung zu Wege kommt, und dieses zumeist auch dann, wenn die Wandung zu dem Ende einen bogigen Verlauf nehmen muss. Ausnahmslos freilich ist diese Regel nicht. Strasburger[1]) fand u. a. bei der Entstehung der Endospermzellen im Embryosack von Caltha palustris schon die eben auftretenden Zellplatten in schiefen Winkeln gegeneinander geneigt, und Leitgeb[2]) führt eine grössere Zahl von Beispielen an, in denen jugendliche Wandungen nicht rechtwinklig aufeinander treffen.

Auf die der Regel nach rechtwinklige Schneidung der Wände hat Sachs[3]) mit Recht hohen Werth gelegt. Eine solche rechtwinklige Schneidung ist für mechanische Festigung jedenfalls vortheilhaft, doch mag es sich wohl nicht allein um eine zweckmässige Anpassung handeln, da jene Regel auch da häufig zutrifft, wo auf mechanische Festigung kein besonderes Gewicht zu legen ist. Es mag deshalb wohl in der Gesammtheit der zur Zelltheilung führenden Vorgänge zumeist eine Ursache liegen, vermöge welcher rechtwinklige Schneidung angestrebt, indess nicht erreicht wird, wenn andere Resultanten sich ergeben. Da, wie im nächsten Paragraphen zu erörtern, in den wachsenden organisirten Körpern sich Schichten und Reihen allgemein so ausbilden, dass sie unter rechtem Winkel aufeinander treffen, so kann eine entsprechende Tendenz hinsichtlich der sich bildenden Zellhaut nicht unwahrscheinlich dünken. Bemerkenswerth ist jedenfalls, dass in der Epidermis der Wurzeln die neu auftretenden Theilungswände auch dann den anticlinen Wänden gewöhnlich parallel laufen, wenn allgemeine Wachsthumsursachen diese von dem orthogonal trajectorischen Verlauf ablenkten[4]), so dass die Ursache dieser Ablenkung auch die Ursache für gleichsinnige Ablenkung der neu zu bildenden Wände wird. Es liegt in der Natur der Sache, dass nach Obigem z. B. in cylindrischen Zellen auftretende, rechtwinklig ansetzende Wandungen senkrecht oder parallel gegen die mit der Längsachse zusammenfallende ausgiebigste Wachsthumsrichtung gestellt sind, indess bieten zahlreiche Fälle Beispiele, in denen die neuen Wände mit einer bevorzugten Wachsthumsrichtung nicht zusammenfallen, ja diese unter schiefen Winkeln schneiden. Hofmeister's[5]) Ausspruch, »die theilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zelle«, entspricht so dem Sachverhalt allerdings nicht.

Dass Wachsthum und Gestaltung nicht durch die Zellvermehrung bedingt ist, diese vielmehr von dem Wachsthum abhängig ist, wurde von Hofmeister (l. c.)[6]) scharf hervorgehoben, nachdem zuvor öfters, wenigstens dem Sprachgebrauche nach, die Zellvermehrung als das ursächlich Bedingende hingestellt worden war[7]). Uebrigens darf man dabei nicht vergessen, dass das Gesammtwachsthum aus der Arbeit der einzelnen Elementarorgane resultirt, die indess in gegenseitiger Abhängigkeit, also in Abhängigkeit vom Ganzen thätig und wirksam sind.

---

1) L. c., p. 23. 2) Unters. üb. d. Lebermoose 1881, Heft VI, p. 4.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. I, p. 46 u. 185.

4) Schwendener, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1880, p. 430.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 272. Vgl. auch dessen Pflanzenzelle 1867, p. 129. Die an sich geistreichen Erörterungen leiden leider an vielen Unklarheiten.

6) Vgl. auch Sachs, l. c., p. 196.

7) Vgl. z. B. Schleiden, Grundzüge d. wiss. Bot. 1845, II. Aufl., p. 436.

Trajectorische Wachsthumscurven.

§ 22. Als Erfolg des Wachsens bilden sich mehr oder weniger deutlich in organisirten Körpern Schichtungen und diese orthogonal durchsetzende Reihen aus. Eine solche Anordnung bieten u. a. die concentrisch geschichteten Stärkekörner, in denen eine durchsetzende Reihenbildung durch die mit dem Trocknen auftretenden Risse zum Ausdruck kommt, ferner die von Porencanälen durchbrochenen Schichtungen verdickter Zellwandungen und das nach dem Auflösen der Cystolithen von Ficus bleibende Zellhautskelet. Eine analoge Anordnung kommt aber auch in Geweben zu Stande, in denen eben die Zellen oder deren Wandungen die sichtbaren Raum- oder Flächenelemente darstellen. So bilden ja bekanntlich die Markstrahlen Reihen, welche die Jahresringe durchsetzen, und in Curven analoger Art durchschneiden sich auch die Wandungslinien in jugendlichen Geweben.

Anschliessend an die von Sachs[1] angewandte Nomenclatur, sollen die in gleichem Sinne wie die Oberfläche des Organs gekrümmten Linien, mögen diese nun Stärkekornschichten, Zellketten, Zellwandungen u. s. w. sein, pericline Curven, die diese durchschneidenden Reihen anticline Curven genannt werden. Diese letzteren durchschneiden nun die periclinen Curven als orthogonale Trajectorien, und umgekehrt können natürlich auch die Periclinen als die orthogonalen Trajectorien der Anticlinen bezeichnet werden. Verlaufen auch diese Curven in Zellgeweben, Stärkekörnern u. s. w. nicht mathematisch genau, so ist doch zumeist eine weit gehende Annäherung an die geometrisch construirten Curven erreicht. Ein besonderer Hinweis auf die mannigfachen, in der Pflanze angenähert vertretenen Curvensysteme und die zugehörigen Trajectorien braucht hier nicht gegeben zu werden, und verweise ich in dieser Hinsicht auf einen kurzen, von Schwendener[2] gelieferten Ueberblick.

In der Figur 44, welche annähernd auf dem Querschnitt excentrisch verdickter Baumstämme im Verlauf der Jahresringe und der Markstrahlen erreicht sein kann, ist ein System nicht concentrischer Kreise I—V gezeichnet, deren Mittelpuncte auf der Symmetrieachse NS liegen. Die orthogonalen Trajectorien r wenden hier natürlich auf der Seite, auf welcher die Schichten nach der Symmetrieachse hin breiter werden, dieser ihre Convexität zu, während auf der andern Seite, wo die Schichten schmaler werden, die Trajectorien concav gegen die Symmetrieachse gekrümmt sind. Um keine mit Rücksicht auf die Wachsthumsvorgänge leicht zu Missdeutungen Veranlassung gebende Bezeichnungen einzuführen, nennen wir mit Sachs[3] die letzterwähnte Anordnung gewöhnliche, die erstgenannte Anordnung, bei welcher also die concentrischen Schichten gegen die Symmetrieachse sich erweitern, kappenförmige Schichtung. Gehen wir von concentrischen Kreisen aus, so kommt diese kappenförmige Schichtung zu Wege, wenn das stärkste Wachsthum der concentrischen Schich-

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 58.

2) Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in Monatsb. d. Berl. Akad. 1880, p. 412. — Ferner Sachs l. c., p. 64.

3) L. c., p. 202. — Vgl. auch Schwendener l. c., p. [illegible]

ten auf der Symmetrieachse NS liegt, während die gewöhnliche Schichtung sich ausbildet, sobald auf der Symmetrieachse das Wachsthum am geringsten ausfällt. Letzterer Typus ist natürlich ebenso dadurch ausgezeichnet, dass die Trajectorien gegen den Scheitel S concav gekrümmt sind, während sie bei kappenförmiger Schichtung dem Scheitel N ihre Convexität zuwenden[1].

Beide Typen finden sich in der Figur 12 wieder, deren Aehnlichkeit mit dem Verlauf der Zellwände auf dem axilen Längsschnitt durch den Vegetationspunct phanerogamischer Wurzeln unverkennbar ist. Die gewöhnliche Schichtung ist durch den Wurzelkörper (innerhalb *KKK*), die kappenförmige durch

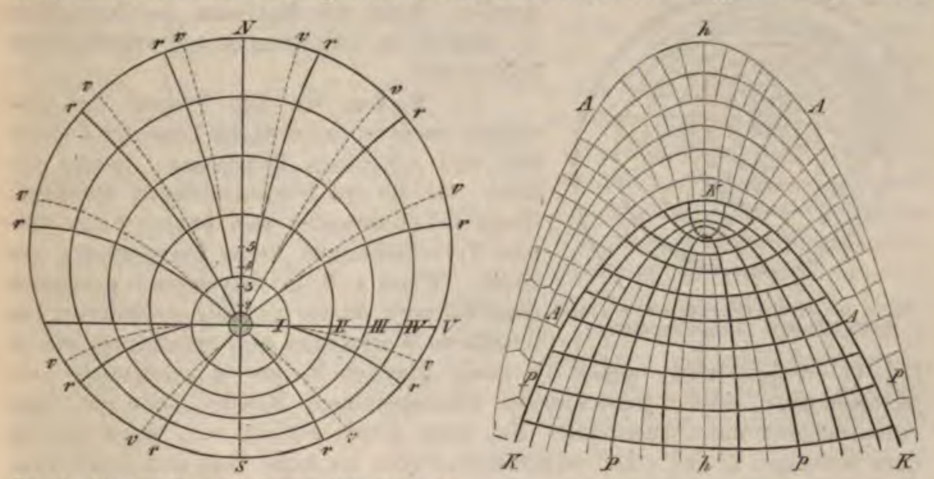


Fig. 11. Als Grundlage der Construction diente ein System nicht concentrischer Kreise, deren Mittelpuncte auf der Symmetrieachse *NS* bei 2, 3, 4, 5 liegen. (Nach Sachs.)

Fig. 12. (Nach Sachs.)

die Wurzelhaube (ausserhalb *KKK*) repräsentirt. Die Periclinen *pp* der gewöhnlichen Schichtung sind hier eine Schaar confocaler Parabeln, zu denen als orthogonale Trajectorien (also als Anticlinen *AA*) gleichfalls confocale Parabeln gehören. In der Kappenschichtung sind die Periclinien und Anticinen ebenfalls Parabeln, die indess nicht confocal, jedoch coaxial sind, so dass die Brennpuncte der Periclinen auf die Längsachse *hh* zu liegen kommen. Uebrigens können der gewöhnlichen Schichtung und der Kappenschichtung entsprechende Constructionen mit den verschiedensten Kegelschnitten und andern höhern Curven hergestellt werden. Es ist aber wohl zu beachten, dass solche geometrische Constructionen nur in so weit Bedeutung haben, als sie zur Veranschaulichung des in der Pflanze gegebenen Verlaufes von Periclinen und Anticlinen dienen, dagegen keineswegs schlechthin zur Beurtheilung der organischen Bildungsthätigkeit verwandt werden dürfen. Mit dieser hat natürlich auch der geometrische Focus, Parameter u. s. w. nichts zu thun.

Mit dem Wachsthum ändert sich natürlich der Verlauf der Periclinen und mit diesen der der Anticlinen, welche öfters annähernd orthogonale Trajectorien bleiben. Die Fig. 12 zeigt ja unmittelbar, wie die Anticlinen mit der

1) Vgl. Reinke, Lehrbuch 1880, p. 524.

Entfernung vom Scheitel weniger gekrümmt werden und endlich in gerade Linien übergehen, wenn die Periclinen der Längsachse parallel geworden sind. Der Wandbrechungen und anderer Verschiebungen halber tritt solches in Vegetationspuncten der Phanerogamen nicht deutlich hervor, wohl aber bei vielen Algen, die wie Dictyota mit linsenförmiger Scheitelzelle wachsen[1]. Die Fig. 12 liefert geradezu ein schematisches Bild für solche Pflanzen, wenn allein die innerste der ausgezogenen Periclinen mit den zugehörigen Anticlinen ins Auge gefasst wird. Weiter zeigt Fig. 13, wie die nach orthogonal trajectorischem Verlauf strebenden Markstrahlen gebrochen werden, wenn das Maximum des Zuwachses in successiven Jahresringen auf verschiedene Radien fällt.



Fig. 13. Querschnitt eines Stammes von Passerina filiformis. (Nach Schwendener.)

Als Marken für den Verlauf der Zuwachsbewegung hat aber die Lage der Periclinen und Anticlinen Bedeutung, indem die Bahn, welche ein Zuwachselement durchlief, damit gekennzeichnet sein kann, wenn spätere Verschiebungen keine Verwischung erzielen. Wenn z. B. in concentrisch geschichteten Körpern durch einseitig gefördertes intercalares Wachsthum eine Schichtung wie in Fig. 11 erreicht wird, gehen die zuvor geraden Radien in gekrümmte Trajectorien über, indem jedes einzelne Flächenelement (Micelle, Zelle etc.) eine entsprechende Bahn durchläuft. Man sieht dieses sogleich ein, wenn man an dem innersten Kreise einen bestimmten Punct ins Auge fasst und jenen nunmehr wachsen lässt, bis er successiv in die Lage der Kreise II, III, IV, V gekommen ist. Das trifft ja auch zu, wenn ein concentrisch geschichtetes Stärkekorn in ein excentrisch geschichtetes Korn übergeht, und ebenso beschreibt die den Scheitel eines Markstrahls bildende Cambiumzelle eine entsprechende trajectorische Bahn, indem sie mit der Verdickung des Stammes weiter nach Aussen vorrückt. Eben weil in dem Holzkörper die jeweilige Lage des Markstrahls einigermaassen erhalten wird, sehen wir ihn fernerhin als trajectorische Curve die Jahresringe durchsetzen. Ebenso würden in Fig. 12 in der Wurzelhaube die Anticlinen, in dem Wurzelkörper die Periclinen die Bahn kennzeichnen, welche mit dem Wachsthum mit Bezug auf die als Abscissenachse gewählte Hauptachse durchlaufen wird, wenn die in dieser Construction ausgedrückte Regelmässigkeit eingehalten würde.

Thatsächlich beschreiben aber die Flächenelemente häufig eine von der orthogonalen Trajectorie mehr oder weniger abweichende Curve, und wie weitgehend diese Ablenkungen werden können, lehren sogleich die vom Vegetationspunct ferneren Gewebe der Stengel und Wurzeln, in denen die im Urmeristem und in jugendlichen Geweben zuweilen deutlich ausgesprochenen Periclinen und Anticlinen oft überhaupt nicht mehr zu erkennen sind. Für die Ermittlung des Wachsthumsverlaufs sind indess auch diese Abweichungen bedeutungsvoll, wenn auch bisher noch kaum verwandt. Denn immer zeigt eine Ablenkung

1) Vgl. die Fig. 133 in Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 180.

eine nach der bezüglichen Richtung hin wirksame Resultante an, die aus den auf das Wachsthum influirenden Factoren entspringt, welche sowohl aus dem Verband der Elemente (Zellen, Micellen u. s. w.) als aus Eigenschaften und Thätigkeiten dieser sich ergeben. Da aber dieser Gegenstand, zu dem auch die Wandbrechungen u. s. w. gehören, bisher noch nicht eingehender mit Rücksicht auf die Mechanik des Wachsens behandelt wurde, müssen wir uns hier auf Andeutung einiger einfacheren Ablenkungen beschränken.

An einseitig verdickten Baumstämmen pflegen die Markstrahlen von der Symmetrieachse *NS* so abgelenkt zu sein, wie es in Fig. 11 dargestellt ist, in welcher die mit *r* bezeichneten ausgezogenen Linien die geometrischen Trajectorien, die punctirten Linien *v* den thatsächlichen Verlauf der Markstrahlen vorstellen. Auf der stärkst wachsenden Seite sind also die Markstrahlen der Symmetrieachse genähert, auf der schwächst wachsenden von dieser entfernt[1]), und dieses Verhältniss zwischen Wachsthum und Ablenkung der Anticlinen scheint sehr gewöhnlich zu bestehen. Denn analoge Ablenkung zeigen nach Sachs (l. c. p. 195) häufig die Anticlinen in Zellgeweben, und Schwendener (l. c. p. 422 u. 430) beobachtete dasselbe an Wurzelkappen, und insbesondere an den Epidermiswandungen. Eben solche Verschiebungen bieten nach Schwendener die anticlinen Linien im Zellstoffskelet der Cystolithen von Ficus, ferner zuweilen die Porencanäle in stark verdickten Zellwandungen, die übrigens, wie auch die Risse in Stärkekörnern, die Schichten meist orthogonal durchsetzen.

Das Wachsthum in tangentialer Richtung ist also in den stärkst wachsenden Zonen nicht so ausgiebig, wie es zur Erzielung eines orthogonal trajectorischen Verlaufes nöthig wäre. Zur Erreichung eines solchen Resultates mag wohl die bei Dickenwachsthum der Bäume thatsächlich bestehende tangentiale Spannung eine wesentliche Rolle mitspielen, indem sie im Allgemeinen so vertheilt sein dürfte, dass sie einen Punct gegen die stärkst wachsende Zone hinzutreiben bestrebt ist. Dem entspricht es, dass die maximale Ablenkung der Trajectorien sich in einer gewissen Entfernung von der Symmetrieachse findet und dann wieder gegen die schwächst wachsende Seite hin abnimmt, wo eine solche seitliche Componente natürlich dann die Anticlinen von der Symmetrieachse entfernen muss. Offenbar ist ein solcher Zug der negativ gespannten Epidermis auch die Ursache, dass die anticlinen Wände in der Epidermis der Wurzel in der Nähe des Scheitels nach der Basis der Wurzel hin abgelenkt sind[2]). Ueberhaupt wird immer eine Ablenkung erzieit werden, wenn irgendwie eine seitliche Componente zu Stande kommt, und dieses ist in der Mehrzahl der Wachsthumsvorgänge zu erwarten.

Von Schwendener (l. c.) wurde zuerst dargethan, dass allgemein als Erfolg der Zuwachsbewegung sich Reihen bilden, welche Schichtungen in einem den orthogonalen Trajectorien entsprechenden Verlauf durchsetzen. Zuvor hatte Sachs (l. c.) eine solche Anordnung speziell für Zellwandungen dargelegt, die Ursache aber in der rechtwinkligen Schneidung der sich neubildenden Wände gesucht. Hierdurch wird allerdings die fragliche Anordnung in Zellgeweben wesentlich unterstützt, eventuell auch erst ermöglicht, doch

---

1) Sachs, l. c., p. 194. Schwendener, l. c., p. 422.

2) Näheres bei Schwendener, l. c., p. 418 u. 430. — Hier sind auch (p. 424) die Gründe angegeben, welche im Wundholz eine Verschiebung der Trajectorien erzielen; vgl. dazu auch Sachs, l. c., p. 195.

können bei genügend ausgiebigem Wachsthum auch aus schiefen Zellwandungen orthogonale Trajectorien hervorgehen, wie im Näheren bei Schwendener (l. c., p. 427) nachzusehen ist. Die Zelltheilung ist überhaupt eine Sache für sich, und auch in nicht zelligen organisirten Körpern, wie in Stärkekörnern u. s. w., kommen durch Wachsthum trajectorische Curven zu Stande.

Auf die ursprüngliche Anordnung der Zellen und deren Modification mit dem Wachsthum kann hier nicht weiter eingegangen und muss dieserhalb auf die ausführlichen Abhandlungen von Sachs verwiesen werden. Dass aus solcher Anordnung auf die Vertheilung des Wachsens eventuell geschlossen werden kann, ist schon angedeutet und geht auch aus dem in früheren Paragraphen Gesagten hervor. Bemerkt sei noch beiläufig, dass in einem eben entstehenden Blatt oder Zweig sich zunächst Kappenschichtung ausbildet[1], weil, wie es ja auch der Augenschein der Hervorwölbung lehrt, das ausgiebigste Wachsthum in der Längsachse des entstehenden Organes thätig ist.

Abschnitt II. **Jahres- und Tagesperiode.**

§ 23. Die grosse Periode der Zuwachsbewegung muss unter den in der Natur gebotenen Bedingungen, abgesehen von den aus inneren Ursachen entspringenden Wachsthumsschwankungen, immer eine vielfach ausgezackte Curve liefern, weil durch den Wechsel äusserer Verhältnisse Hebungen und Senkungen im Wachsthum erzielt werden. Von diesen sollen hier speziell die jährlich und täglich sich wiederholenden Schwankungen, die Jahresperiode und Tagesperiode der Zuwachsbewegung, beleuchtet werden, welche allerdings in keinem ganz einfachen Verhältniss zu dem täglichen und jährlichen Wechsel äusserer Wachsthumsbedingungen stehen.

Wenn aber jährlich im Winter ein relativer Wachsthumsstillstand eintritt, und täglich während der Nacht die Wachsthumsschnelligkeit eine andere wird, so kann über irgend eine Beziehung dieser Schwankungen zum Wechsel äusserer Verhältnisse keine Frage sein. Denn die Tagesperiode hält die gleiche Relation zum Tageswechsel in den zu unsern Antipoden versetzten Pflanzen ein, und die jährliche Periode ist bei uns dieselbe bei Pflanzen, die aus Ländern eingeführt wurden, in denen der Winter gegenüber unserem Klima zeitlich verschoben ist. Nur darüber kann zunächst Zweifel bestehen, ob die Pflanzen eine in täglichem und jährlichem Rhythmus sich wiederholende, durch klimatische Verhältnisse aber regulirbare Periodicität als erbliche Eigenthümlichkeit besitzen, oder ob die Tagesperiode und Jahresperiode allein durch den Tageswechsel und Jahreswechsel inducirt werden.

In den folgenden Paragraphen soll nun gezeigt werden, dass in manchen Fällen die Jahresperiode und Tagesperiode durch den Wechsel äusserer Verhältnisse inducirt wird. Einmal ausgebildet, dauern aber die Wachsthumsschwankungen nach Aufhören der erzeugenden Ursachen noch gewisse Zeit in einem ähnlichen Rhythmus, also analog wie die Schwingungen eines einmal angestossenen Pendels fort. Dieses insbesondere für die tägliche Wachsthumsperiode nachgewiesene Verhalten gilt nach den vorliegenden Erfahrungen offenbar auch für die Jahresperiode einiger Pflanzen. In andern Fällen ist es zweifelhaft, ob die unter constanten äussern Bedingungen fortdauernden täglichen

---

1) Vgl. Sachs, l. c., p. 204.

oder jährlichen Wachsthumsschwankungen nur lange anhaltende Nachwirkungen einer inducirten Periodicität sind, oder einer erblichen Periodicität entspringen. Bei solcher Sachlage ist es um so mehr geboten, die Tagesperiode und Jahresperiode gesondert, nicht einfach in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Einfluss von äusseren Umständen auf das Wachsen zu behandeln.

Uebrigens kommt eine Tagesperiode und Jahresperiode geradezu allen Functionen der Pflanze zu, da keine Thätigkeit von äusseren Verhältnissen unabhängig ist, diese aber im Allgemeinen täglich und jährlich in einem gewissen rhythmischen Gang variiren. Freilich richten sich einige Vorgänge unmittelbar nach den Aussenverhältnissen, während Blutung und zum Theil wenigstens die Gewebespannung analoge Beziehungen zur Aussenwelt bietet, wie die Periodicität des Wachsthums, mit dem ohnedies die Gewebespannung ja genetisch verknüpft ist. Auch die Kohlensäurezersetzung hat u. a. eine ausgesprochene Tagesperiode und Jahresperiode, da im Dunkeln nicht assimilirt und diese Thätigkeit mit dem Verlust der Blätter und selbst bei immergrünen Pflanzen, der niederen Temperatur halber, im Winter sehr eingeschränkt wird.

Tagesperiode.

§ 24. Sind Pflanzen dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt, während Temperatur, Feuchtigkeit und andere Factoren möglichst constant bleiben, so zeigt sich bei den verschiedenen, bis dahin untersuchten Pflanzen und Pflanzentheilen eine der Hauptsache nach übereinstimmende Tagesperiode der Zuwachsbewegung. Am Tage nämlich tritt eine Verlangsamung, in der Nacht eine Beschleunigung des Längenwachsthums ein (es ist immer der Gesammtzuwachs gemessen), die bei den einen Pflanzen schneller, bei den anderen Pflanzen langsamer zur Geltung kommt und spezifisch verschiedene Ausgiebigkeit erreicht. Die Maxima und Minima der täglichen Wachsthumscurve fallen deshalb auch nicht auf dieselben Stunden. Sehr gewöhnlich wird, wie die den täglichen Längenzuwachs eines Stengels von Dahlia variabilis darstellenden Curven in Fig. 14 (Curve *3 z*) zeigen, das Maximum in früheren oder späteren Morgenstunden, das Minimum in Nachmittags- oder Abendstunden erreicht, doch stellt sich in manchen Pflanzen das Maximum erst Nachmittags, das Minimum erst nach Mitternacht ein[1]).

Der autonomen, in kürzeren Intervallen sich wiederholenden Senkungen und Hebungen des Wachsens halber (II, § 18) liefert die graphische Darstellung der stündlichen Zuwachse (Fig 14, Curve *1 z*) eine Curve mit vielen secundären Maxima und Minima, die weniger hervortreten, wenn das Mittel aus dreistündigen Beobachtungszeiten zur Construction der Curve verwandt wird (Curze *3 z*). Solche kürzere Oscillationen der Zuwachsbewegung sind bei manchen Pflanzen deutlicher als bei anderen ausgesprochen, und treten namentlich in den von Baranetzky angestellten Beobachtungen öfters sehr zurück. Uebrigens werden solche Schwankungen, wie sie die dargestellte Curve *1 z* bietet, theilweise

1) Vgl. namentlich Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 99; Baranetzky, Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum, 1879. Separatabz. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, VII sér., Bd. 27, Nr. 2.

nicht völlige Constanz der äusseren Verhältnisse und Fehler der Messungen herbeigeführt.

Analoge Wachsthumsschwankungen spielen sich in den tägliche periodische Bewegungen ausführenden Blättern ab, die zugleich zeigen, dass die in einem Blattstiel vereinigten antagonistischen Gewebe in ungleicher Weise ihren Wachsthumsgang ändern. Denn eben vermöge solcher relativ ungleicher

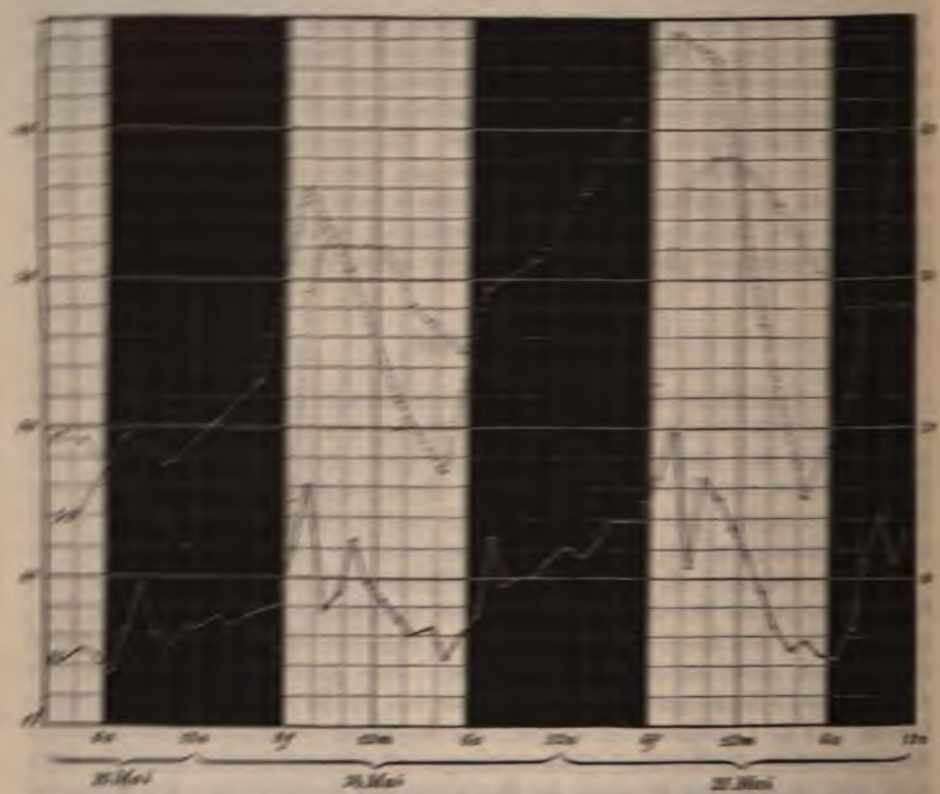


Fig. [illegible]. Zuwachsbewegung des Stengels einer im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Pflanze von Dahlia variabilis nach Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. I, p. 165. Die Zuwachse wurden mit Hülfe des Zeigers am Bogen (Fig. [illegible]) registrirt, und zwar entspricht das Fortrücken der den Zuwachs 12fach vergrössernden Zeigerspitze um 1 mm in dieser graphischen Darstellung einer Ordinate von 2 mm Höhe. (Die Coordinatenquadrate haben 4 mm Seite.) Die Curve Zz ist nach den stündlichen, Zz nach den dreistündigen Mittelwerthen construirt. Die Curve tt giebt den Gang der Temperatur an. Die Temperatur 12° R. fällt mit der Abscissenachse zusammen und die Ordinate für 1/10° R. misst 2 mm, so dass die Curve t mit 13,9° beginnt. Die Zeit zwischen 6 Uhr Abends und 6 Uhr Morgens ist dunkel gehalten.

Wachsthumsänderung kommen die Einkrümmungen in den Bewegungszonen zu Wege. In den nicht mehr wachsenden Bewegungsgelenken wird durch die täglich variirende Expansionskraft in den activen Geweben Wachsthum nicht mehr herbeigeführt, ausserdem aber vollziehen sich tägliche Oscillationen in einem analogen Rhythmus, wie in den noch wachsenden Bewegungszonen, doch treten in den Gelenken manche Verhältnisse klarer hervor, weil es sich immer nur um wieder rückgängig werdende Variationen handelt. In den durch Gelenke vermittelten täglichen Bewegungen treten nun bei manchen Pflanzen autonome

Oscillationen kürzerer Zeitdauer ziemlich zurück, während dieselben in anderen Fällen so ansehnlich werden, dass selbst die Tagesperiode undeutlich erscheint.

Mit dem gleichzeitigen Wechsel anderer äusserer Verhältnisse wird natürlich die tägliche Wachsthumscurve im Allgemeinen weit unregelmässiger, und kann das Minimum der Zuwachsbewegung auch während der Nacht haben. Denn wenn auch vermöge der Tagesperiode und der Entziehung des Lichtes eine Wachsthumsbeschleunigung während der Nacht angestrebt wird, so vermag doch z. B. eine Senkung der Temperatur eine solche Retardation zu erzielen, dass sich ein verlangsamtes Wachsen als Resultante ergibt. Dieserhalb wachsen im Freien die Pflanzen sehr gewöhnlich am Tage schneller als während der Nacht, in der ausser obigen Factoren zumeist die steigende Turgescenz der Gewebe die Zuwachsbewegung begünstigt. Dieser überwiegende Einfluss der Temperatur geht gar nicht selten in kühlen Frühjahrsnächten so weit, dass ein gänzlicher Stillstand des Wachsthums während der Nacht eintritt. Selbstverständlich ist aber die aus einer Summe von Variablen resultirende Wachsthumsbewegung an jedem Tage und in jedem Klima, ja selbst nach den Standorten verschieden, und Wasserpflanzen, sowie die Wurzeln der Bäume, sind sehr gewöhnlich Temperaturschwankungen in geringerem Grade ausgesetzt, als die in Luft ragenden Pflanzentheile.

Wird einer des Abends ins Dunkle gekommenen Pflanze fernerhin das Licht dauernd entzogen, so setzen sich unter constanten äusseren Bedingungen dennoch die täglichen Wachsthumsschwankungen fort, wie von Sachs gezeigt und von Baranetzky im Näheren verfolgt wurde. Aus den Versuchen des letztgenannten Forschers ergibt sich, dass z. B. bei Gesneria tubiflora die Tagesperiode der Stengel schon nach einigen Tagen verwischt, dagegen bei Helianthus tuberosus noch nach 14tägigem Aufenthalt in vollkommener Finsterniss deutlich bemerkbar ist (l. c. p. 6). Eine etwas andere Gestaltung nehmen freilich die Curven der Dunkelpflanzen an, und nach Baranetzky kommt zumeist eine Verfrühung der Maxima zu Wege, die also dann durch ein Zeitintervall von weniger als 24 Stunden getrennt sind. Ferner treten nach Baranetzky die secundären Wachsthumsoscillationen im Dunkeln markirter hervor.

Diese fortdauernde Periodicität müssen wir demgemäss als Nachwirkungen der Tagesperiode ansehen, wie die Fortdauer der periodischen Bewegungen im Dunkeln. Für diese habe ich (II, § 58) nachgewiesen, dass sie, bei constanter Beleuchtung ebenso wie im Dunkeln allmählich an Amplitude nachlassend, endlich verschwinden, und wenn für unsere Zuwachsbewegungen kein so vollkommenes Beweismaterial vorliegt, so sind doch die Erfahrungen Baranetzky's ausreichend, um wenigstens für einige Pflanzen eine vollkommene Analogie mit den täglichen Bewegungen zu lehren, die ja ohnehin theilweise durch tägliche Hebungen und Senkungen des Wachsthums vermittelt werden. Bei Besprechung dieser periodischen Bewegungen werden wir gleichfalls gewisse zeitliche Verschiebungen der Wendepuncte kennen lernen und erfahren, wie die Nachwirkungen der Tagesperiode da leicht verwischt werden, wo die autonomen Oscillationen sehr ansehnlich sind.

Kommt den autonomen Oscillationen nur ein kurzes Zeitintervall zu, so können sie mit den Nachwirkungen der Tagesperiode nicht verwechselt werden, während sie von diesen schwer zu trennen sind, wenn sie in ähnlicher zeit-

licher Dauer aufeinander folgen. In der That scheinen nach Baranetzky (l. c., p. 8) die autonomen Schwankungen oft ein ansehnliches, übrigens individuell verschiedenes Zeitmaass zu umfassen. So zeigt ein Stengel von Gesneria tubiflora im Dunkeln eine 24stündige, ein anderer eine 48stündige Periode an, und diese dauerte in einem Exemplar von Helianthus annuus 12 Stunden, während die Pflanzen unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels eine scharf ausgesprochene Tagesperiode ergaben. Bei zeitlich ausgedehnter Amplitude autonomer Oscillationen könnte dann freilich angenommen werden, dass der Tageswechsel eine in ähnlichem Zeitmaasse erblich bestehende Periodicität nur regulirend in bestimmte Bahnen lenkt, während dieses da nicht möglich ist, wo die autonomen Oscillationen ein kurzes Zeitmaass haben und neben der Tagesperiode fortdauern, oder wo autonome Oscillationen, wie das namentlich bei periodischen Bewegungen zutrifft, immer auf ein Minimum eingeschränkt sind.

Unter Erwägung der soeben besprochenen Verhältnisse muss es auch zweifelhaft sein, ob als Erfolg einer Nachwirkung der Tagesperiode die im Dunkeln aus Rüben (Brassica rapa) erzogenen Triebe zum Theil eine ähnliche Wachsthumsperiodicität wie die Lichtpflanzen zeigten, während in anderen Individuen die Maxima und Minima eine wesentlich andere Lage boten, oder auch sehr zurücktraten. In den aus Knollen im Dunkeln erzogenen Trieben von Gesneria tubiflora und Helianthus tuberosus (l. c., p. 17) war hingegen von einer Tagesperiode nichts mehr zu bemerken, die somit in diesen Pflanzen durch den Beleuchtungswechsel inducirt wird.

Wie solche Induction im Näheren zu Stande kommt, ist bisher exact nur für die periodischen Bewegungen von mir nachgewiesen (II, § 58). An den in constanter Beleuchtung bewegungslos gewordenen Pflanzen bringt eine Verdunklung eine Schwingung hervor, welche sich, ähnlich wie die Schwingungen eines angestossenen Pendels, noch einige Zeit im Dunklen fortsetzt, ohne hierbei gerade ganz genau dasselbe Zeitmaass einzuhalten, wie die erste Schwingung, welche sich auch in kürzerer Zeit als 24 Stunden abspielen kann. Wiederholen sich nun täglich gleichsinnige Lichtwirkungen, so wird damit die Amplitude der Nachwirkungsbewegungen in analoger Weise vergrössert, wie die Schwingung eines Pendels, das einen mit der Oscillation gleichsinnig wirkenden Stoss erhält. Die so durch Accumulation inducirten Schwingungen dauern mit Aufhören der wirkenden Ursache noch längere oder kürzere Zeit mit allmählich nachlassender Amplitude fort. Die täglichen periodischen Bewegungen waren dann in den bisherigen Versuchen immer schon im Laufe einiger Tage, höchstens in 14 Tagen, bis zur Unkenntlichkeit verwischt, doch ist es wohl möglich, dass auch noch Pflanzen gefunden werden, in denen sie sehr lange anhalten, vielleicht sich selbst bis auf Nachkommen übertragen. Es handelt sich hierbei ja nur um thatsächlich bestehende graduelle Unterschiede, und wenn bei Helianthus tuberosus Baranetzky die inducirte Tagesperiode während 14 Tagen anhaltend fand, so könnte die Nachwirkung dieser auch wohl in der Rübe so nachhaltig sein, dass sie noch in den nach einer Zwischenruhe auswachsenden Sprossen auftritt, ohne dass die beobachteten Thatsachen, wie oben bemerkt, gerade zu dieser Deutung zwingen. Erstreckt sich aber die Nachwirkung über eine längere Zeit als die Beobachtung, so muss sie dem Experimentator als eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Periodicität ent-

gegentreten. Dieses beachtet, werden wir auf Grund keiner der vorliegenden Beobachtungen eine von dem Tageswechsel unabhängig entstandene tägliche Periodicität annehmen.

Der Beleuchtungswechsel aber vermag obige Wirkungen zu erzielen, indem immer eine Lichtentziehung eine Beschleunigung, ein Lichtzutritt eine Verlangsamung der Zuwachsbewegung herbeiführt (II, § 30). Dabei sind die Wirkungen spezifisch sehr verschieden, und während bei der einen Pflanze bald nach einer Verdunklung oder Erhellung der Erfolg bemerklich wird, macht sich ein solcher bei einer andern Pflanze nur langsam geltend, und erreicht erst nach längerer Zeit den maximalen Werth[1]. Auf diesem wird an einer langsam reagirenden Pflanze die durch eine abendliche Verdunklung erzielte Wachsthumsbeschleunigung noch nicht angekommen sein, wenn am Morgen wieder Lichtstrahlen die Pflanze treffen. Die Beleuchtung bringt wieder nur allmählich eine Verlangsamung zu Stande, so dass dann das Maximum der Wachsthumscurve eventuell erst in spätere Tagesstunden, das Minimum erst in spätere Nachtstunden fallen wird. Von dem so inducirten Gang ist aber wieder der Rhythmus der Nachwirkungsbewegungen abhängig, und damit auch die Tagesperiode, welche ja aus den Nachwirkungsbewegungen und der täglich sich wiederholenden Wirkung des Beleuchtungswechsels resultirt. Da nun letztere variabel ist, mit den Jahreszeiten auch auf andere Stunden fällt, so verschieben sich die Maxima und Minima der Wachsthumscurve. Dass diese bei den im Dunklen gehaltenen Pflanzen etwas anders ausfällt, ist leicht verständlich, da mit constantem Lichtabschluss ein für den Gang der Tagesperiode immer mitwirksamer Factor ausfällt.

Bemerkenswerth ist, dass eine solche Periodicität, wie sie durch den täglichen Beleuchtungswechsel bei Constanz aller anderen Factoren inducirt wird, auch dann an den im Dunklen gehaltenen Pflanzen sich bemerklich macht, wenn diese im Freien erwachsen sind, wo häufig ihr Wachsthum am Tage ansehnlicher als in der Nacht ausfiel. Es ist dieses um so mehr zu beachten, als die Nachwirkungsbewegungen in Gelenken sich nachweislich nach den thatsächlich ausgeführten Bewegungen richten, auch wenn diese durch mitwirkende mechanische Ursachen einen anderen Gang verfolgen, als ihn der Lichtwechsel allein erzielt haben würde. Bei Mangel geeigneter Untersuchungen kann eine Erklärung des obigen Factums nicht gegeben werden. Im Allgemeinen wird man die Ursache darin suchen dürfen, dass entweder der durch Temperaturschwankungen erzielte Gang der Zuwachsbewegung keine wesentlichen Nachwirkungsbewegungen erzeugt, oder dass diese nicht zur Ausbildung kommen, weil die Temperatur nicht jeden Tag den gleichsinnigen Gang einhält, und so vielleicht die heute erzielten Erfolge morgen durch entgegengesetzt gerichtete Wirkungen aufgehoben werden.

Der tägliche Gang der Zuwachsbewegung, wie er sich bei Constanz der übrigen Factoren unter wechselnder Beleuchtung und auch im Dunkeln abspielt, wurde zuerst von Sachs[2]) genau verfolgt. Die Versuche früherer Forscher, so die von Meyer, Mulder, Harting, Caspary, Rauwenhoff u. A., sind von Sachs (l. c.) kritisch behandelt. Indem ich dieserhalb auf die Sachs'sche Arbeit verweise, bemerke ich nur, dass die theilweise unsicheren und wider-

1) Vgl. Sachs, l. c., p. 166.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 99.

sprechenden Resultate wohl zum guten Theil erhalten wurden, weil für Constanz von Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. gar nicht oder doch nicht genügend gesorgt war. Die Experimente von Sachs und, so weit es den thatsächlichen Gang des Wachsthums betrifft, die bestätigenden Untersuchungen Baranetzky's[1]) beschränken sich auf das Längenwachsthum von Stengeltheilen phanerogamischer Gewächse, doch scheint eine analoge tägliche Periodicität allen Pflanzen und Pflanzentheilen zuzukommen. Eine solche ergibt sich aus den Untersuchungen von Prantl[2]) und Stebler[3]) für die Blätter aller untersuchten Pflanzen, und mangelt nach Strehl[4]) auch Wurzeln von Keimpflanzen nicht. Für kryptogamische Gewächse fehlen zwar kritische Untersuchungen, doch da, so weit Untersuchungen vorliegen (II, § 30), auch in diesen das Wachsthum durch Beleuchtung gehemmt, durch Verdunklung beschleunigt wird, dürften jene eine gleiche Periodicität wie Phanerogamen besitzen. Bei Hypoxylon carpophilum fand J. Schmitz[5]) eine freilich geringe Zuwachssteigerung in der Nacht, und wenn unser Autor die Zuwachsbewegung von Rhizomorpha (l. c., p. 510) durchschnittlich ein klein wenig ansehnlicher am Tage fand, so wird wohl in nicht genügender Constanz der Temperatur oder in anderen Verhältnissen die Ursache zu suchen sein. An einer analogen täglichen Periodicität des Dickenwachsthums ist wohl nicht zu zweifeln, auch scheint eine solche aus den in dieser Richtung nicht ganz entscheidenden Untersuchungen Reinke's[6]) hervorzugehen.

Die Fortdauer der täglichen Wachsthumsperiode im Dunklen ist indess Sachs (l. c., p. 167) geneigt, einem nicht völligen Lichtabschluss zuzuschreiben. Nachdem ich die Existenz von Nachwirkungsbewegungen festgestellt, war aber an einer ähnlichen Nachwirkung auch für die ohne Krümmung fortwachsenden Sprossen kaum noch zu zweifeln. Baranetzky hat dann hierfür entscheidende Beweise gebracht und u. a. gezeigt (l. c., p. 5), dass die Periodicität in üblicher Weise fortdauerte, wenn Pflanzen von Gesneria tubiflora in einem möglichst verdunkelten Raume durch einige in einer Entfernung von 2—3 Fuss aufgestellte Stearinkerzen ununterbrochen beleuchtet wurden. Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich ferner, wie schon oben hervorgehoben wurde, dass die Tagesperiode in analoger Weise, wie die täglichen periodischen Bewegungen, inducirt wird[7]).

Eine Verdunklung erzielt zu jeder Zeit eine Beschleunigung des Wachsens, doch ist nach Analogie der periodischen Bewegungen der Erfolg sicher nicht derselbe, wenn die Lichtentziehung des Abends oder des Morgens vorgenommen wird. Denn in letzterem Fall strebt die Pflanze vermöge der Nachwirkungen, also aus inneren Ursachen, nach Verlangsamung des Wachsens, und die Resultante wird geringer sein, als wenn Nachwirkung und Verdunklung am Abend gleichsinnig zusammengreifen. Durch eine zu ungewöhnlicher Tageszeit vorgenommene Verdunklung wird als Resultante das Maximum der Zuwachsbewegung mehr oder weniger verschoben, und einen dem entsprechenden Gang nehmen ebenfalls die Nachwirkungsbewegungen an der dauernd im Dunklen bleibenden Pflanze an. Auf solche Verhältnisse kommen wir noch bei Gelegenheit der periodischen Bewegungen zu sprechen, und verweise ich hier auf eine Anzahl einschlägiger Beobachtungen in Baranetzky's Arbeit (p. 9, 10, 16).

Der Gang der Tagesperiode (bei Constanz anderer Faktoren) im Näheren muss in den Arbeiten von Sachs und Baranetzky nachgesehen werden, die beide mit selbstregistrirenden Apparaten arbeiteten (II, § 19)[8]). In diesen Arbeiten, namentlich in der Baranetzky's, finden sich auch Beispiele, in denen Maxima und Minima in aufeinanderfolgenden Tagen um

---

1) Die tägliche Periodicität im Längenwachsthum, 1879. Separatabz. aus Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg, Bd. 27, Nr. 2. — Vorläufige Mittheilung, Bot. Ztg. 1877, p. 639.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 371.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1878, Bd. 11, p. 47.

4) Unters. üb. d. Längenwachsthum d. Wurzel u. d. hypocotyl. Gliedes 1874, p. 19.

5) Linnaea 1843, Bd. 17, p. 464.

6) Bot. Ztg. 1876, p. 148.

7) Stebler (l. c., p. 116) sieht die Tagesperiode der Blätter als ein ererbtes Phänomen an, setzt sich aber damit in Widerspruch mit seiner Theorie, nach der sie von der Assimilationsthätigkeit der Blätter abhängt. (Vgl. dazu die Kritik bei Vines, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 1, p. 132.)

8) Beobachtungen an Monotropa wurden angestellt von Drude, Die Biologie von Monotropa 1873, p. 58.

einige Stunden verschoben sind, ebenso Fälle, in denen das Maximum in den Nachmittag, das Minimum um oder nach Mitternacht fällt. Ebenso zeigen die graphischen Darstellungen in diesen Arbeiten, dass die Curve vom Maximum ab, wie in Fig. 14, ziemlich steil abfällt oder bei anderen Pflanzen sich allmählicher senkt. Es hängt dieses offenbar mit der Schnelligkeit zusammen, mit welcher die Beleuchtung einen hemmenden Einfluss ausübt, und dieserhalb pflegt im Dunkeln die Nachwirkungsperiode auch ein mehr allmähliches Fallen und Steigen der Curve zu bieten. Unsere Fig. 14 zeigt ferner, dass die Unterschiede der Wachsthumsschnelligkeit während des Maximums und Minimums erheblich sind, und aus den von den genannten Autoren mitgetheilten Resultaten geht hervor, dass wiederholt zur Zeit des Maximums der Zuwachs den dreifachen Werth der minimalen Zuwachsbewegung erreichte.

Blätter. Die Tagesperiode dieser wurde von Prantl (l. c.) an Blättern verschiedener Dicotylen, z. B. Nicotiana tabacum, Cucurbita pepo, geprüft, welche letztere Pflanze auch Stebler benutzte, der ausserdem noch Blätter von Allium cepa und Gräsern dem Versuche unterwarf[1]. An letzteren wurden nur Längenmessungen, an breiteren Blättern von Prantl aber zugleich auch Breitenmessungen direct mit Maassstab angestellt. Zum guten Theil sind diese Messungen in mehrstündigen Intervallen ausgeführt, jedoch hat Stebler in einigen Experimenten stündliche Messungen gemacht. Im Wesentlichen ergeben die Resultate analogen Verlauf der Tagesperiode, wie bei Stengeln, auch differiren die Resultate beider Forscher nicht mehr, als es bei Versuchen dieser Art gewöhnlich zutrifft. In den Beobachtungen Stebler's fällt die Mehrzahl der Maxima, wie die Kritik dieser Experimente von H. Vines[2] lehrt, zwischen 9 und 10 Uhr Morgens, nicht wenige aber auch in spätere Tagesstunden. Die Minima treffen theilweise erst nach 10 Uhr Abends, einige wenige nach 2 Uhr Morgens ein. Jedenfalls ist aus diesen Thatsachen nicht die irrige Anschauung Stebler's zu entnehmen, nach der Licht das Wachsthum der Blätter beschleunigen soll, indem es durch Assimilation die baldigst nach der Production zur Verwendung kommenden Nährstoffe schafft. Uebrigens hat auch Vines direct erwiesen, dass bei Ausschluss von Kohlensäure trotz der jetzt mangelnden Assimilationsthätigkeit das Blattwachsthum in gleicher Weise, wie unter normalen Verhältnissen, durch Beleuchtung beeinflusst wird.

Die Wurzeln der Keimpflanzen von Lupinus albus scheinen nach den Untersuchungen Strehl's (l. c.) eine ähnliche tägliche Periodicität, wie das hypocotyle Glied und der Stengel anderer Pflanzen zu besitzen. Eine kritische Untersuchung, ob in den Wurzeln auch dann eine gewisse Periodicität sich ausbildet, wenn sie sich im Dunklen befinden, während der Stengel dem Licht exponirt ist, wurde noch nicht ausgeführt.

Dass im Freien sehr gewöhnlich des Tags ein grösserer Zuwachs erzielt wird, mögen die folgenden, von Rauwenhoff[3] gewonnenen Zahlen zeigen. Diese wurden aus Messungen abgeleitet, welche dreimal täglich, um 6 Uhr Morgens, 12 Uhr Mittags und 6 Uhr Abends, zwischen Juni und October gewonnen sind. Wird der Zuwachs am Tage und in der Nacht miteinander verglichen, so ergeben sich in Procenten des Gesammtwachsthums folgende Werthe:

	Am Tage Proc.	In der Nacht Proc.
Bryonia dioica	59,0	41,0
Wisteria chinensis	57,8	42,2
Vitis orientalis	55,1	44,9
Cucurbita pepo	56,7	43,3

1) Ueber die Beobachtungen Caspary's an Blättern von Victoria regia vgl. Sachs, l. c., p. 187.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. I, p. 128.

3) Vgl. Sachs, l. c., p. 190. — Auch Kirchner (Bot. Ztg. 1878, p. 28) hat Messungen an Pflanzen im Freien angestellt.

Das Wachsthum zwischen 6 Uhr Morgens und 12 Uhr Mittags war in diesen Versuchen geringer, als während der 6 folgenden Nachmittagsstunden. Wenn der Zuwachs in diesen = 100 gesetzt wird, beträgt er für die 6 Morgenstunden nach Rauwenhoff's Messungen an den obigen Pflanzen zwischen 67—81 Procent.

Dass der wesentliche Grund für diesen Erfolg im Gange der Temperatur liegen dürfte, ist schon angedeutet. Die Temperaturcurve in Fig. 14 lehrt übrigens, dass geringe Temperaturschwankungen die Beschleunigung des Wachsthums in der Nacht nicht aufzuhalten vermögen. Bei tiefer nächtlicher Abkühlung muss die Wachsthumshemmung immer ansehnlicher werden, und hierin liegt wenigstens ein wesentlicher Factor für die geringe Streckung der Internodien alpiner Pflanzen. Denn der ansehnlichen nächtlichen Abkühlung halber fällt deren Längenwachsthum wesentlich auf Tagesstunden, in denen die in den Höhen intensivere Insolation die Längsstreckung der Internodien reducirt, die ja durch Dunkelheit begünstigt wird (vgl. II, § 30, 31).

Jahresperiode.

§ 25. Im Verlaufe des Wachsthums und im Entwicklungsgang überhaupt tritt bekanntlich bei den Pflanzen in unserem Klima eine jährliche Periodicität klar hervor. Allgemein wird im Winter das Wachsthum gehemmt oder so gut wie ganz sistirt, mögen nun die Holzpflanzen im Herbst ihre Blätter abwerfen oder immergrüne Gewächse sein. Aber auch in den mit unterirdischen Theilen perennirenden und in einjährigen Pflanzen kommt ebenso eine winterliche Ruhezeit zu Wege. Der im Herbst gereifte Samen der annuellen Pflanzen ruht ja im Winter, um erst im Frühjahr eine ausgiebige Entwicklung aufzunehmen.

Es ist aber keine allgemeine Eigenschaft der Pflanzenwelt, dass in der grossen Periode des Entwicklungsganges jährlich einmal ein Stillstand eintritt. Denn viele perennirende tropische Gewächse bilden in ihrer Heimath während des ganzen Jahres Blüthen und Blätter, und voraussichtlich erfährt bei diesen das Längen- und Dickenwachsthum der Stengel- und Wurzeltheile keine jährliche Unterbrechung. Ebenso sind in solchem Klima kurzlebige Pflanzen in jeder Jahreszeit in den verschiedensten Stadien der Entwicklung zu finden. Indess auch in manchen tropischen Ländern macht sich eine relative Ruhezeit der Vegetation im Jahre bemerklich, und dieses scheint überall da zuzutreffen, wo eine trockene Jahreszeit entschieden hervortritt.

Schon unsere einheimischen Gewächse lehren, dass bei manchen nur die äusseren Verhältnisse direct eine Ruhezeit herbeiführen, während bei anderen eine solche auch dann eintritt, wenn die äusseren Umstände sie nicht dazu zwingen würden. So kann u. a. Bellis perennis zu jeder Jahreszeit zum Blühen gebracht werden, und bei Mangel einer kalten Jahreszeit würde diese Pflanze immer in allen Stadien der Entwicklung gefunden werden. Dieses gilt ebenso für die einjährige Stellaria media und überhaupt für alle Pflanzen, deren Samen sogleich nach der Reifung keimen können; ferner fällt eine von dem Klima unabhängige jährliche Ruhe für Schimmelpilze und andere Pflanzen weg, deren grosse Periode nur kurze Zeit umfasst.

Dagegen tritt bei vielen unserer einheimischen Holzpflanzen die Winterruhe auch dann ein, wenn sie in einem warmen Hause gehalten werden, und Eiche, Buche, Obstbäume u. a. verlieren in Madeira ihre Blätter, obgleich der dortige Winter im kältesten Monat eine Mitteltemperatur von + 15,4° C. bietet und viele heimische und tropische Pflanzen in dem feuchten Klima wäh-

rend des ganzen Winters üppig vegetiren[1]. Ebenso reicht in Nizza die Temperatur aus, um in vielen einheimischen Bäumen schon im Januar eine kräftige Entwicklung neuer Triebe anzuregen, während sich die Belaubung der Eiche, Buche, Ulme, Esche, Linde u. a. bis zum April verzögert[2]. Dem entsprechend können bei uns Eiche, Kirsche, Weiden u. s. w. nicht im Herbste durch Einbringen in Warmhäuser getrieben werden, während dieses späterhin im Winter gelingt, und zwar um so leichter und schneller, je mehr die Jahreszeit dem Frühjahr genähert ist. Ebenso verhält es sich mit vielen Zwiebeln und Knollengewächsen, auch mit manchen Samen, die erst gegen das Frühjahr hin keimen. Bei solchen Knospen, Zwiebeln, Samen ist also offenbar der Verlauf der grossen Periode ein solcher, dass nach der Bildung, aus inneren Ursachen, die grosse Curve eine gewisse Zeit parallel oder nahezu parallel der Abscissenachse verläuft, um erst weiterhin steiler aufzusteigen. Deshalb ist auch die Jahresperiode gesichert, wenn Knospen, Zwiebeln, Samen immer nur zu bestimmten Zeiten entstehen. Eine solche wiederkehrende Periodicität steht aber mit dem ganzen Entwicklungsgang der Pflanze im Zusammenhang, da bei perennirenden Pflanzen auch das Längen- und Dickenwachsthum der Triebe und Wurzeln im Winter einen Stillstand erfährt, selbst wenn klimatische Verhältnisse nicht dazu zwingen.

Einige Pflanzen indess, welche bei uns eine ausgesprochene, nicht allein direct von äusseren Verhältnissen abhängige Winterruhe besitzen, vegetiren in tropischen Ländern das ganze Jahr, und vielleicht bildet sich solches in einem geeigneten Klima häufiger aus, als es nach den bisherigen, nur beiläufigen Beobachtungen scheint. So trägt nach Humboldt[3] die Rebe bei Cumaná (Venezuela) das ganze Jahr Blätter und Früchte, und dasselbe soll nach Harnier[4]) bei Chartum (Centralafrika) der Fall sein. Auf Ceylon ist unsere Kirsche zu einem immergrünen Baum geworden[5], und auf Java tragen nach Junghuhn Pfirsiche und Erdbeere das ganze Jahr Früchte[6]. Auch blühen nach Hartung[7] in Madeira die Pfirsichbäume theilweise schon im November, und wenn immerhin hier eine Jahresperiode bemerklich ist, so muss eben dieses Klima noch eine Regulation zu Stande bringen.

Eine klimatische Regulation ist aber überhaupt nöthig, damit in Madeira und ebenso bei uns Eiche, Buche u. s. w. eine zeitlich bestimmte Jahresperiode durchlaufen. Denn z. B. die Samen der Eiche[8] können nach der Reife zu jeder Zeit keimen, und die Beobachtung im Freien kann leicht lehren, dass gleichzeitig Keimpflanzen sehr verschiedenen Alters gefunden werden, verschiedene Samen also zu ungleicher Zeit ihre Keimung beginnen. Wenn aber von dieser ab, ganz unabhängig von äusseren Verhältnissen, in jährlichen Intervallen eine Ruhepause sich wiederholte, müssten jederzeit belaubte und nicht belaubte In-

1) Heer, Bot. Ztg. 1852, p. 209; Schacht, Madeira u. Teneriffa, 1859; vgl. auch Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 832.

2) Nach Vaupell; vgl. Grisebach, Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. 1, p. 274.

3) Nach de Candolle, Géographie botanique 1855, Bd. I, p. 392.

4) Citirt nach Linsser, Ueber d. period. Lebenserscheinungen, 2. Abth., p. 81; vgl. Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 841.

5) De Candolle, l. c., p. 391. 6) Linsser, l. c. 7) Askenasy, l. c., p. 834.

8) Kienitz, Bot. Centralblatt 1880, p. 52.

dividuen in einem Klima gefunden werden, welches keinen regulirenden Einfluss auf die Jahresperiode ausübt. Dieserhalb muss auch in Madeira das Klima für die Wendepuncte der Jahresperiode von Eiche u. s. w. bestimmend sein, mag nun die Ursache in dem Gang der Temperatur oder in dem Zusammengreifen verschiedener Factoren liegen.

Würden in einem möglichst gleichmässigen Klima die einen Individuen einer bestimmten Pflanzenart vegetiren, während andere Individuen sich in Ruhe befinden, so wäre damit eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Fortdauer der Jahresperiode gekennzeichnet. Entscheidende Beobachtungen in dieser Richtung sind mir nicht bekannt, dagegen folgt aus den oben mitgetheilten Beobachtungen, nach denen Weinstock, Kirsche, Pfirsich immergrün wurden, dass sich auf die Dauer eine Jahresperiodicität in diesen Pflanzen nicht erhielt. Da nun in diesen Pflanzen bei uns eine von äusseren Verhältnissen unabhängige Jahresperiodicität entschieden besteht, so muss diese eine Nachwirkung des bisherigen zeitlichen Entwicklungsganges sein, welcher durch die jährlich gleichsinnig wiederholten äusseren Einwirkungen hervorgerufen wurde. Offenbar liegt hier ein ganz analoger Fall vor, wie hinsichtlich der Tagesperiode, und wie diese muss die Jahresperiode durch accumulirende Wirkungen inducirt sein. Sollte aber die Nachwirkung mit der Zahl der Schwingungen abnehmen, so würde die Jahresperiode soviel Jahre anhalten, als die Tagesperiode Tage umfasst, und somit sehr ausgedehnt sein können, da z. B. bei Helianthus tuberosus die inducirte tägliche Periodicität nach 14 Tagen noch nicht erloschen war.

Dieser zeitlichen Ausdehnung halber stösst deshalb jedenfalls die directe Beobachtung über allmähliches Erlöschen und Ausbilden der Jahresperiode auf erhebliche Schwierigkeiten. Indess ist kaum für gegebene Fälle an solcher allmählichen Ausbildung zu zweifeln, die einmal aus Obigem zu folgern ist, und wofür auch anderweitige Thatsachen sprechen, die in ganz analoger Weise hinsichtlich der täglichen Bewegungen beobachtet werden. Ein Erfolg der Nachwirkung ist es offenbar, wenn, wie de Candolle[1]) berichtet, importirte Pflanzen noch einige Jahre zu ungewöhnlicher Zeit blühen, ehe sie sich in dieser Hinsicht dem Klima der neuen Heimath angepasst haben. Ebenso zu deuten ist Knight's[2]) Beobachtung, nach welcher ein im Februar zum Blühen gebrachter Pfirsichbaum im folgenden Jahre ein Bestreben zeigte, früher als andere, nunmehr unter gleichen Bedingungen gehaltene Pfirsiche zu blühen. Analog sind auch die Mittheilungen Bouché's[3]), nach welchen durch wiederholtes Frühtreiben erzielt wird, dass in den folgenden Jahren Obstbäume zeitiger zum Blühen zu bringen sind, als andere, nicht dem künstlichen Frühtreiben unterworfene Pflanzen. Immerhin mag die ursprünglich inducirte jährliche Periodicität in manchen Pflanzen so inhärent geworden sein, dass sie in den uns zu Beobachtungen zu Gebote stehenden Zeiträumen als erblich erscheint. Leider fehlen Versuche, in wie weit sich die jährliche Periodicität unter constanten äusseren Verhältnissen durch Generationen erhält, Versuche, die wenigstens in einem geeigneten tropischen Klima ohne besondere Schwierigkeiten auszuführen wären.

---

1) Mémoir. présentés par divers savans 1806, Bd. I, p. 349.
2) Uebersetzt in Treviranus, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1811, p. 113.
3) Bot. Ztg. 1873, p. 618.

Mit dem Erlöschen der Jahresperiode verschwindet aber auch die im Winter eintretende Hemmung des Dickenwachsthums von Stengeln und Wurzeln, und es ist noch eine besondere Frage, ob zugleich die grosse Periode jeder einzelnen Knospe in dem Sinne modificirt wird, dass nunmehr eine nicht so ausgedehnte Ruhezeit wie zuvor eintritt. Nöthig ist solches nicht, um einen immergrünen Baum aus einer Kirsche u. s. w. zu machen, möglich ist indess eine solche Veränderung sehr wohl, da Entwicklungsgang und Gestaltung der Knospen mit dem Thätigkeitszustand der Pflanze zusammenhängt und mit diesem verändert werden kann. Es ist eine alte Erfahrung, dass Entlaubung und Entgipflung die zur Winterruhe bestimmten Knospen an manchen Holzpflanzen, auch an krautigen Pflanzen, schon im Laufe des Sommers zum Austreiben bringen kann [1]), und neuerdings hat Goebel [2]) erwiesen, dass sogar die Bildung der Knospenschuppen unterbleiben kann, wenn vor der Bildung dieser die im Entstehen begriffenen Knospen zur Weiterentwicklung angeregt werden. Ein solches Resultat erhielt Goebel mit verschiedenen Pflanzen, so mit Aesculus, Acer pseudoplatanus, Syringa vulgaris, Quercus robur und sessiliflora, Prunus padus. Bei letzterer Pflanze bedurfte es der Entgipflung, um ein Austreiben der Knospen zu erzielen, während bei Quercus robur und Acer campestre schon Entlaubung ausreichte. Ist aber aus inneren, indess durch äussere Verhältnisse indirect hervorgerufenen Ursachen die Entwicklungsperiode der Knospen variabel, so könnte sie wohl auch dann sich ändern, wenn die inducirte Winterruhe der Vegetation verschwindet. Erfahrungen in dieser Hinsicht liegen nicht vor, denn das thatsächlich an manchen Pflanzen ohne eine Verletzung zutreffende Austreiben von Knospen im Herbst lässt sich als ein entscheidendes Argument nicht heranziehen.

Als der wesentlich die Jahresperiode hervorrufende, resp. regulirende Factor kommt in unserem Klima jedenfalls in erster Linie der jährliche Gang der Temperatur in Betracht, während die in die trockene Jahreszeit eines tropischen Klimas fallende Ruhe wohl wesentlich durch relativen Wassermangel hervorgerufen sein dürfte. Indess mögen auch andere auf die Thätigkeit der Pflanze influirende Factoren gleichzeitig mehr oder weniger bestimmend mitwirken, und in diesem Sinne mag auch die mit den Jahreszeiten veränderliche Beleuchtung eine Rolle spielen, da ja von dieser u. a. die Production organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser abhängt. Sollte in dem stets feuchten Klima Madeira's die Wärmevertheilung der Hauptregulator der Jahresperiode sein, so muss eben die Hebung und Senkung einer jährlichen Temperaturcurve entscheidend werden, welche bei einer Mitteltemperatur von 15,4° C. im kältesten Monat Januar, und einem Monatsmittel von 21,8° C. im September [3]) überhaupt nur mässige Extreme bietet und nie so weit sinkt, dass die Entwick-

---

1) De Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 437; Treviranus, Physiol. 1835, p. 299; Nördlinger, Forstbotanik 1874, Bd. 1, p. 156; Bouché, Bot. Ztg. 1873, p. 621; Askenasy, Bot. Ztg. 1877, p. 828; Potonié, Ueber den Ersatz erfrorener Frühlingstriebe, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Brandenb. Bot. Vereins 1880, Bd. 22, p. 79. — Andere Lit. ist in den genannten Arbeiten citirt. Der sogen. Augusttrieb gehört hierher.

2) Bot. Ztg. 1880, p. 804—810.

3) Schacht, Madeira und Teneriffa 1859, p. 8. Vgl. auch Grisebach, Vegetation d. Erde 1872, Bd. I, p. 272.

lung einer im wachsthumsfähigen Zustand befindlichen Pflanze unmöglich gemacht wird. Es handelt sich dabei denn auch nicht um Effecte plötzlicher Temperaturschwankungen (vgl. II, § 28), sondern um den hauptsächlichen Gang der jährlichen Temperaturcurve, die täglich secundäre Maxima und Minima aufzuweisen hat[1]).

Diese Discussion sollte nur dazu dienen, die Schwierigkeiten des hier vorliegenden Problems anzudeuten. Eine bestimmte Einsicht ist derzeit um so weniger zu gewinnen, als Versuche, die wenigstens einiges Licht verbreiten könnten, fehlen. So lässt auch eine verschiedene Deutung ein ohnehin nur vereinzelt angestelltes Experiment von Knight[2]) zu, in welchem ein im Herbst in ein Treibhaus gestellter Weinstock die winterliche Ruhe bewahrte, während ein im Winter aus dem Freien in denselben Raum gebrachtes Exemplar austrieb. Der schon im Herbst in das Treibhaus gestellte Weinstock wurde indess auch zur Entwicklung gebracht, als er einige Zeit in der Kälte verweilte und dann wieder in das Gewächshaus kam, so dass hier die Temperaturschwankung als solche den Anstoss zu einer Entwicklung abgab.

Die Jahresperiodicität der Pflanzen ist bisher entweder als erblich[3]) oder als von äusseren Verhältnissen unmittelbar abhängig aufgefasst worden[4]). Die obige Darstellung lehrt, dass, wenigstens für bestimmte Beispiele, keine dieser Anschauungen vollkommen zutrifft, vielmehr ein analoger Fall wie in der täglichen Periodicität vorliegt[5]). Eine weitergehende Zergliederung der Frage wird übrigens in der vorliegenden Literatur vermisst. Wir haben uns hier naturgemäss nur an die Ursachen der Jahresperiode gehalten, ohne nachzuforschen, ob die abwechselnde Ruhe und Thätigkeit für die Pflanze von Nutzen ist. Auch über diesen Punct liegen noch keine bestimmten Erfahrungen vor. Denn die unterbleibende Fruchtbildung des in Ceylon immergrün gewordenen Kirschbaums und der meisten in British Guiana cultivirten europäischen Obstbäume[6]) kann auch durch andere Ursachen veranlasst sein. Dieses gilt auch hinsichtlich der Beobachtung H. Hoffmann's[7]), dass bei künstlichem frühzeitigen Treiben, also bei Entwicklung zu ungewöhnlicher Zeit, die Blüthen des Schneeglöckchens leicht zu Grunde gehen, und der Erfahrungen anderer Forscher[8]), dass Bäume im Allgemeinen durch Frühtreiben geschwächt werden.

Frühtreiben. Nach alter gärtnerischer Erfahrung entfalten viele Pflanzen, wenn sie unverletzt oder wenn ihre abgeschnittenen Zweige in genügend hohe Temperatur kommen, ihre Laub- und Blüthenknospen im Herbst nicht oder doch nur sehr allmählich, während sie zum Theil schon im Januar oder auch erst im Februar, im Allgemeinen am leichtesten unmittelbar vor der Zeit getrieben werden können, in welcher in der Natur ihre Entwicklung beginnt. Eine spezielle Untersuchung mit Blüthenknospen der Süsskirsche stellte Askenasy[9]) an, indem abgeschnittene Zweige, in Wasser eingestellt, in einem Treibhaus bei 15—20° C. gehalten wurden. Wägungen und Messungen an den verwandten Knospen zeigten, dass zwischen dem 4. und 20. December eine nur sehr geringe, zwischen dem 23. December und 10. Januar eine schon merkliche Vergrösserung eintrat, und weiterhin die

---

1) Vgl. Grisebach, l. c., p. 281, auch Askenasy, l. c., p. 835.

2) Uebersetzt in Treviranus, Beiträge z. Pflanzenphysiol. 1811, p. 112. — Nach de Candolle (Physiol., Bd. I, p. 435) soll eine niedrige Wintertemperatur wenig Bedeutung für die Treibfähigkeit im Frühjahr haben.

3) So von Grisebach, l. c., Bd. I, p. 273 u. 279. Auch, so weit sich beurtheilen lässt, von Knight, l. c., p. 114.

4) Askenasy, l. c., p. 840.

5) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 42 Anmerkg.

6) R. Schomburgk, Reisen in British Guiana 1847, Bd. I, p. 45.

7) Botan. Jahresb. 1874, p. 762.

8) Vgl. Bouché, Bot. Ztg. 1873, p. 618.

9) Bot. Ztg. 1877, p. 824. — Es ist übrigens zu beachten, dass sich abgeschnittene Zweige vielleicht etwas anders als unverletzte Pflanzen verhalten.

Knospen zum Blühen gebracht werden konnten. Aehnliches scheint aus den wenig umsichtigen Versuchen Krasan's[1]) mit Salix nigricans, Evonymus europaeus und Prunus padus hervorzugehen. Forsythia viridissima und Cornus mascula konnte übrigens Askenasy schon im December zum Blühen bringen, und nach Duchartre[2]) entfaltete Syringa die Knospen schon im November, jedoch bei gleicher Temperatur um einige Tage langsamer, als im Januar. Bekanntlich sind gerade Forsythia und Cornus mas sehr frühzeitig blühende Pflanzen, die gelegentlich auch schon in einem milden Herbst ihre Blüthen entfalten.

Ein solches Verhalten erklärt sich daraus, dass die grosse Curve der Knospen der Kirsche u. s. w. längere Zeit einen sehr flachen Verlauf hat und dieserhalb auch unter den besten äusseren Bedingungen die Knospen nur langsam wachsen. Ein absoluter Stillstand, sofern nicht äussere Umstände dazu zwingen, dürfte hierbei kaum eintreten, obgleich augenscheinlich während der Bildungszeit das Wachsthum schneller von statten ging, als während der folgenden Ruhezeit[3]).

Ganz analog verhält es sich mit der Ruhezeit von Knollen, Zwiebeln und überhaupt vielen unterirdisch perennirenden Pflanzentheilen. Wenn u. a. Kartoffeln in Kellerräumen, deren Temperatur nicht wesentlich schwankt, erst im Frühjahr, und zwar dann energisch wachsende Triebe bilden, so kann dieses nur durch eine in der Entwicklungsperiode begründete Ursache veranlasst sein[4]). Ebenso ist es bekannt, dass Zwiebeln von Hyacinthen, Tulpen u. s. w. im Herbst schwer oder gar nicht zu treiben sind. Wesentlich mehr, als die Existenz solcher zunächst langsamen Entwicklung lehren auch einige Versuche Krasan's[5]) mit Knollen von Colchicum autumnale, Crocus und Corydalis solida nicht, in denen entsprechend sich ergab, dass durch Erhöhung der Temperatur ein Austreiben nicht jederzeit erzielt werden kann.

Ferner gehört hierher die Eigenschaft mancher Samen, erst im folgenden Jahre zu keimen. In einigen Fällen, so bei Eranthis hiemalis nach G. Haberlandt und bei Ranunculus ficaria nach Irmisch, beruht dieses darauf, dass nach Ablösung der Mutterpflanze sich der Embryo erst längere Zeit auf Kosten des Endosperms vergrössert, ehe er befähigt wird, die Samenschale zu durchbrechen[6]). Thatsächlich tritt hier kein absoluter Stillstand des Wachsens ein, und vielleicht gilt dieses allgemein für die, trotz geeigneter Bedingungen, erst nach gewisser Zeit keimenden Samen. Dahin gehören nach Kienitz[7]) die Samen der Weisstanne und der Buche, weiter auch die Samen der Hainbuche, Esche, Zirbe, welche letztere unter den günstigsten Bedingungen nur ganz vereinzelt im ersten Jahre keimen. Uebrigens bewirken auch noch besondere, z. Th. noch nicht näher ermittelte Ursachen[8]), dass die Keimzeit ziemlich weitgehende individuelle Unterschiede ergibt[9]). Auf Beobachtungen, die für Fortpflanzungsorgane gewisser niederer kryptogamischer Gewächse eine Ruhezeit wahrscheinlich machen, soll hier nicht weiter eingegangen werden. Die meisten Pilzsporen sind übrigens nach H. Hoffmann[10]) sogleich nach ihrer Bildung keimfähig.

---

1) Beiträge zur Kenntniss d. Wachsthums d. Pflanzen, 1873. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 67, Abth. I.

2) Vgl. Askenasy, l. c., p. 826.

3) Ueber Bildungszeit der Baumknospen vgl. Mohl, Bot. Ztg. 1844, p. 90. Ferner Geleznoff, Bullet. d. l. soc. impér. des Nat. d. Moscou 1851, Bd. 24, p. 134; Askenasy, l. c., p. 793. Die beiden letzteren Forscher stellten auch Messungen über die allmähliche Vergrösserung ruhender Knospen an.

4) So fasste auch de Candolle die Sache auf, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 428. — Die Entwicklung beginnt übrigens nach individuell verschiedener Ruhezeit, vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 244.

5) Beiträge zur Kenntniss d. Wachsthums d. Pflanzen, 1873. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. I, 6. März u. 8. Oct.

6) G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 50.

7) Botan. Centralblatt 1880, p. 52.

8) Bildung von Diastase kann kaum eine primäre Ursache sein, da dieses Ferment sich auch in ruhenden Pflanzentheilen findet. Vgl. § 56.

9) Thatsachen bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 352; Detmer, Physiol. d. Keimungsprozesses 1880, p. 525. Auch de Candolle, l. c., Bd. 2, p. 302 u. 306. Viele Samen können übrigens sogleich keimen.

10) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 332.

Bei der Entwicklung im Freien ist natürlich der Verlauf der Jahresperiode immer von den jährlich variablen klimatischen Verhältnissen mit abhängig, und wenn z. B. das aus inneren Ursachen angestrebte Wachsthum durch niedere Temperatur oder Trockenheit gehemmt ist, wird hierdurch im Frühjahr eine Verspätung im Entwicklungsgang der Vegetation erzielt. Es ist eine bekannte Erscheinung, dass dieserhalb Blüthen und Blätter in einem Jahre früher als im anderen erscheinen, und dass manche Pflanzen mit kürzerer winterlicher Ruhezeit ihre Knospen schon im Spätherbst entfalten, wenn dieser genügend warm ist[1]). Theilweise wenigstens dürften gleiche klimatische Gründe verursachen, dass in Madeira, überhaupt in wärmeren Gegenden, die Ruhezeit der Buche, Eiche u. s. w. etwas abgekürzt ist. So beträgt nach Heer[2]) die Ruhezeit der Buche in Madeira 149 Tage, d. h. durchschnittlich 45 Tage weniger, als in der Schweiz. Beginnt aber die grosse Curve zu steigen, so kann, trotzdem die äusseren Verhältnisse ungünstiger werden, das Wachsthum eine Beschleunigung aufweisen. So fand Askenasy[3]) in den im Frühjahr sich entfaltenden Knospen eine Steigerung des Wachsens, obgleich die Temperatur zurückging. Ebenso ist es eine Folge der aus dem Verlaufe der grossen Periode entspringenden Wachsthumsbeschleunigung, wenn im Frühjahr ohne eine Erhebung der Temperatur die Belaubung beginnt oder in tropischem Klima Bäume ausschlagen, obgleich die trockene Jahreszeit, in welcher eine Ruhe eintrat, fortdauert[4]).

Sind die Glieder eines Pflanzenkörpers in verschiedener Weise den klimatischen Einflüssen ausgesetzt, so wird dieserhalb auch ihr jährlicher Entwicklungsgang Differenzen bieten. Seit lange ist bekannt, dass die im Winter in ein Gewächshaus eingeführten Zweige eines Baumes austreiben, während die im Freien gebliebenen Aeste noch ruhen[5]). In der Natur befinden sich aber die im Boden steckenden Wurzeln gleichfalls in einem anders temperirten Medium, als die oberirdischen Pflanzentheile, und theilweise wenigstens wird hierdurch, sowohl direct als indirect, die abweichende Jahrescurve des Wurzelwachsthums bewirkt werden. Während in Stämmen und Aesten der Holzgewächse das Dickenwachsthum im Laufe des Sommers ein Maximum erreicht und früher oder später im Herbst zum Stillstand kommt[6]), hält dasselbe in den Wurzeln der Bäume vielfach bis tief in den Winter hinein an. Nach Mohl[7]) erreicht die Ausbildung eines Jahresringes einen Abschluss bei der Eiche Ende Februar, bei der Esche im März, bei Kirsche und Apfel im April, und da die Entwicklung des folgenden Holzringes durchschnittlich im Mai oder Juni wieder beginnt, so tritt hier überhaupt nur während kurzer Zeit in der Wurzel ein Wachsthumsstillstand ein. Dieser ist etwas ausgedehnter in den Wurzeln der Nadelhölzer, die im Winter zeitiger ihr Dickenwachsthum einstellen. Auch Längenwachsthum und Neubildung der Wurzeln hört bei den Nadelhölzern nach Resa[8]) frühzeitiger auf, als bei Laubhölzern, in denen es bis tief in den Winter fortdauert und im Herbst sogar eine Steigerung zu erfahren scheint.

Ist die Jahresperiode von dem Klima abhängig, so muss unter differenten klimatischen Verhältnissen die inducirte und nachwirkende jährliche Periodicität verschieden ausfallen, und dieses im Verlaufe des jährlichen Entwicklungsganges der in eine andere Gegend versetzten Pflanze bemerklich werden. In der That geht solches aus einigen Beobachtungen hervor. Nach Kienitz[9]) keimen unter gleichen Bedingungen die Samen derjenigen Individuen einer Baumart schneller, welche in kälterer Luft ihre Wohnstätte hatten. Ebenso liegen vielfache Beobachtungen vor, nach denen die aus dem Norden stammenden Getreidearten, die hier ihre Entwicklung in kürzerer Zeit durchlaufen, in einem wärmeren

---

1) Beobachtungen über die Belaubungs- und Blüthezeit der Pflanzen sind in sehr zahlreichen Schriften niedergelegt, die hier keine Berücksichtigung finden können.

2) Bot. Ztg. 1853, p. 210. 3) Bot. Ztg. 1877, p. 819.

4) Vgl. Grisebach, Die Vegetation d. Erde 1872, Bd. 2, p. 399; Ernst, Bot. Ztg. 1876, p. 38.

5) Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 209; Mustel, Traité d. l. végétation 1781, Bd. 2, p. 326; Göppert, Wärmeentwicklung 1830, p. 220.

6) Näheres Mohl, Bot. Ztg. 1844, p. 115. 7) Bot. Ztg. 1846, p. 314; 1862, p. 313.

8) Ueber die Periode d. Wurzelbildung 1877, p. 36.

9) Botan. Unters. von N. J. C. Müller 1879, Bd. 2, p. 41.

Klima durchschnittlich frühzeitiger reife Samen produciren, als die in diesem Klima dauernd cultivirten Sorten derselben Art, während das Umgekehrte zutrifft, wenn die Samen von Cerealien oder anderen Pflanzen in nordische oder in höher gelegene Gegenden kommen, in denen der Sommer abgekürzt ist. Es wird darnach also eine zweckentsprechende Anpassung an die klimatischen Verhältnisse erzielt, doch reichen die derzeitigen empirischen Beobachtungen nicht aus, um allgemeine Schlussfolgerungen zu ziehen oder die beobachteten Thatsachen allseitig zufriedenstellend zu erklären. Es ist deshalb auch hier nicht der Ort, weiter auf diesen Gegenstand einzugehen, indem doch nur z. Th. allerdings interessante Thatsachen registrirt werden können. Bei einer Erklärung dieser Phänomene ist übrigens wohl zu beachten, dass nicht nur das Zeitmaass der jährlichen Periodicität, sondern auch die Reactionsfähigkeit verschoben scheint, so dass die aus kälterem Klima stammenden Individuen noch bei niederen Temperaturgraden wachsen und ein tiefer liegendes Temperaturoptimum als die wärmerem Klima entnommenen Pflanzen haben [1]). Die Reactionsfähigkeit selbst muss aber wieder Einfluss auf die inducirt werdende Periodicität haben, und aus diesen Andeutungen ist ersichtlich, welche Schwierigkeiten entgegentreten, wenn es sich darum handelt, die angeregten Fragen auf die bestimmenden Ursachen zurückzuführen. Ein wirklich rationeller Versuch in dieser Richtung ist noch nicht gemacht, und bisher ist auch der Zusammenhang mit der Induction der Jahresperiode nirgends betont worden. — Die Existenz individueller Eigenheiten lehren sogleich Bäume derselben Art, welche unmittelbar nebeneinander stehen und sich nicht zu gleicher Zeit belauben und entlauben.

Temperaturcurven. Aus der Erwägung der für den Entwicklungsgang maassgebenden Eigenheiten ergibt sich leicht, dass eine einfache Beziehung zwischen der Temperatur und der Entfaltung der Knospen nicht zu erwarten ist. Denn selbst bei constanter Temperatur fällt das Wachsthum während der aufsteigenden Curve der grossen Periode für aufeinander folgende Zeiträume ansehnlicher aus, ist also verschieden ausgiebig für gleiche Mitteltemperaturen eines Tages und für alle hieraus abzuleitenden Zahlenwerthe, mögen diese Temperatursummen nun auf diesem oder jenem Wege gewonnen werden. Auch auf die Aufstellung einer complicirten Formel, welche die Schnelligkeit des Entwicklungsganges bei verschiedenen Temperaturgraden zu berechnen erlaubte, muss verzichtet werden, da die Pflanze in verschiedenen Entwicklungsphasen in ungleichem Grade von der Temperatur beeinflusst werden und die Abhängigkeit von dieser für die stets variable Entwicklungs- und Reactionsfähigkeit noch nicht formulirt werden kann. Wenn man erwägt, eine wie complicirte Formel schon nöthig ist, um die Beziehung zwischen der durch das Feuer entwickelten Wärme und der doch an sich unverändert bleibenden Dampfmaschine auszudrücken, so wird man wahrlich die Nutzlosigkeit der Bemühungen einsehen, eine rationelle Formel für zugeführte Wärme und die im Wachsthum ausgesprochene Leistung einer stets variablen Pflanze auf Grund derzeitiger Erfahrungen aufstellen zu wollen, und ferner erkennen, dass mit einfacher Summirung von Mitteltemperaturen oder deren Quadraten eine der Wahrheit entsprechende Beziehung zwischen Temperatur und Wachsthum nicht zu erzielen ist [2]).

Ist nun schon, alle anderen äusseren Einflüsse constant vorausgesetzt, eine solche Temperaturformel nicht zu gewinnen, so gilt das in noch erhöhtem Grade für den Fall, dass auch andere Factoren variiren und stets andere Combinationen der das Wachsthum beeinflussenden Verhältnisse sich ergeben. Eine alleinige Berücksichtigung der freilich in unserem Klima im Frühjahr wesentlich für die Entwicklung bedeutungsvollen Temperatur ist schon an sich ein Fehler, und eine auf causale Erklärung der bewirkenden Ursachen ausgehende Wissenschaft vermag nichts Brauchbares mit den aus täglichen Mitteltemperaturen abgeleiteten Temperatursummen anzufangen. Einige wenige, bei gewünschter Constanz der Temperatur und mit Vermeidung anderer Variablen durchgeführte Experimente vermögen

1) Von Lit. nenne ich u. a. Linsser, Unters. über d. period. Erscheinungen d. Pflanzen, Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1867, VII sér., Bd. 11, u. 1869, VII sér., Bd. 13; Schübler, Die Pflanzenwelt Norwegens, 1873—75; Wittmack, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 613, u. 1877, Bd. 6, p. 999; Kienitz, l. c.

2) Die den obwaltenden Verhältnissen am meisten Rechnung tragende Formel ist die von Harting. Vgl. hierüber Sachs, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1872, Bd. 1, p. 179.

besser die Beziehung zwischen Temperatur und Entwicklungsgang zu kennzeichnen, als die nach Tausenden zählenden phänologischen Beobachtungen. Es ist deshalb hier auch keine Veranlassung, auf die Temperatursummen einzugehen, welche aus den im Freien angestellten phänologischen Beobachtungen und Thermometerablesungen abgeleitet wurden, und noch näher zu kritisiren, wie keine der nach verschiedenen Methoden gewonnenen Summen einen wissenschaftlich werthvollen Ausdruck vorstellt. Es ist auch längst bekannt, dass die nach dieser oder jener Formel berechnete Temperatursumme für die Entwicklung einer Pflanze wesentlich verschiedene Zahlen liefern kann, wenn Beobachtungen in verschiedenen Gegenden zu Grunde gelegt werden. Wie die Mitteltemperatur des Frühjahrs sich innerhalb bestimmter Grenzen hält, so kann auch wohl in einer Gegend für eine bestimmte Pflanze eine jährlich ziemlich übereinstimmende Temperatursumme herauskommen, ohne dass diese deshalb eine physiologisch werthvolle Bedeutung hat[1]).

Unter Beachtung der aus der inducirten Jahresperiode entspringenden Bestrebungen und der Abhängigkeit des Wachsthums von der Temperatur im Allgemeinen, werden immerhin manche bei der Belaubung im Frühjahr uns entgegentretende Entwicklungsvorgänge verständlich; doch können hier solche Besonderheiten nicht weiter behandelt werden. Warum bei niedriger Temperatur die Vegetation nicht vorwärts kommt, ist ja ohne Weiteres einleuchtend. Da ferner das Temperaturminimum der Pflanzen spezifisch different ist, so erklärt sich leicht, warum bei dauernd niedriger Temperatur einige Pflanzen sich zeitiger belauben als andere, die gleichzeitig oder vielleicht früher in einem andern Jahre ergrünen, in welchem zeitig warme Witterung eintrat.

Abstossung von Blättern und anderen Pflanzengliedern.

§ 26. Im Zusammenhang mit dem Entwicklungsgang der Pflanzen werden einzelne Theile lebendig oder nach vorausgegangenem Absterben abgestossen. Noch lebend trennen sich saftige Früchte, ferner Samen und Blüthenstaub von der Mutterpflanze, ebenso löst sich die männliche Blüthe von Vallisneria spiralis ab, um auf die Oberfläche des Wassers emporzusteigen, und auch nicht befruchtete Blüthen fallen bei manchen Pflanzen ab, während sie noch ein frisches Aussehen besitzen. Weiter vollziehen sich die zur Ablösung der Blätter unserer Laubbäume führenden Vorgänge allgemein während des Lebens derselben, und die Blätter mancher Bäume sind noch nicht abgestorben, wenn sie vom Baume abfallen. Bei nicht wenig Laubhölzern werden auch im Sommer gewisse Zweigspitzen mit den an ihnen sitzenden, noch frisch aussehenden Blättern abgestossen. Bei Coniferen dagegen sterben nach Höhnel zumeist diejenigen Zweiglein zuvor ab, welche fernerhin abgeworfen werden sollen[2]).

Die Ablösung lebendiger Pflanzentheile wird vermittelt durch Trennung lebendiger Zellen in gewissen Gewebezonen. In diesen, die bei den normal sich ablösenden Pflanzentheilen mehr oder weniger vorher bestimmt sind, beginnt theilweise, so gewöhnlich bei den Laubblättern, ein actives Wachsen der zuvor ruhenden Zellen, oder es kommt auch ohne solches, wie nach Mohl viel-

---

1) Im Näheren ist das Unzureichende der Temperatursummen dargelegt bei Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 370; Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 54. Vgl. auch Grisebach, Vegetation d. Erde 1872, Bd. 1, p. 277; Drude, Die Anwendung physiol. Gesetze zur Erklärung d. Vegetationslinien, 1876.

2) Die hauptsächlichste Kenntniss basirt auf Mohl's Arbeiten, Bot. Ztg. 1860, p. 1 u. 271. Fernere Mittheilungen brachten Wiesner, Unters. über die herbstliche Entlaubung, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 465; Höhnel, Ueber d. Ablösungsvorgang d. Zweige einiger Holzgewächse, Separatabz. aus Mittheil. d. forstl. Versuchswesens für Oesterreich; Brefeld, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 133.

fach bei Blüthen, ein Abwerfen zu Stande. Nach vollendeter Isolirung der lebendigen Zellen fand Mohl (l. c., p. 5) die Gefässbündel des Blattstiels von Catalpa noch unzerrissen, doch scheint nach Wiesner (l. c., p. 505) auch ein Zerreissen der Gefässbündel durch die Längsspannung erzielt werden zu können, welche durch entsprechendes Wachsthum in der Trennungszone erzeugt wird. Uebrigens haften manche Blätter, wie die der Buche, wohl wesentlich der Continuität der Gefässbündel halber, länger am Baume, ehe sie durch Wind oder andere mechanische Ursachen abgeworfen werden. Bei anderen, wie bei den Blättern von Robinia, Aesculus, beschleunigt die Wirkung des Gefrierens die Loslösung in der vorgebildeten Trennungszone (vgl. II, § 95). Die Ursache der Ablösung hängt hier und bei anderen lebendig sich ablösenden Theilen nicht vom Absterben der Zellen ab und somit auch nicht von der Bildung einer die Communication mit dem mütterlichen Organismus hemmenden Peridermschicht unterhalb der Ablösungszone, da solche Korkbildung ohnedies nicht immer und öfters erst nach nahezu vollzogener Trennung sich einstellt. Dagegen dürfte da, wo, wie bei Abstossung von Nadelholzzweigen, ein Absterben der Theile vorausgeht und eine bestimmte Trennungsschicht nicht gebildet wird, nach Höhnel (l. c., p. 10) eine abschliessende Korkschicht bedeutungsvoller sein, wohl wesentlich, indem sie das Absterben und Austrocknen beschleunigt.

Das Abstossen bestimmter Theile, das im Entwicklungsgang zu gewissen Zeiten normal eintritt, kann aber auch vielfach zu beliebiger Zeit durch abnorme äussere Verhältnisse veranlasst werden. So fand Mohl (l. c., p. 273) die Blätter verschiedener Pflanzen sich loslösen, als er beblätterte Zweige in eine Blechkapsel einschloss. Offenbar spielt hier eine wesentliche Rolle die Lichtentziehung, die auch Vöchting[1]) als eine Ursache des Abwerfens grüner Blätter kennen lernte. Nach Wiesner (l. c., p. 502) soll ferner eine gewisse Wasserarmuth die Bildung der Trennungsschicht beschleunigen.

Jedenfalls vermögen verschiedene abnorme Umstände zu einer Trennung zu führen. Denn u. a. werden manche nicht befruchtete Blüthen abgestossen, ebenso öfters Blattstiele, deren Lamina entfernt wurde[2]), und das oberhalb der letzten Knospe eines Stecklings befindliche Zweigstück pflegt abzusterben und öfters abzufallen[3]). Nach diesen und anderen Erfahrungen scheinen überhaupt vielfach die zu fernerer Thätigkeit nicht mehr bestimmten oder geeignetenGlieder mit oder vor dem Absterben abgestossen zu werden. Ueber den inneren Zusammenhang, der zu diesem zweckentsprechenden Erfolg führt, liegen noch keine Erfahrungen vor.

Die Loslösung lebender Zellen voneinander wird voraussichtlich bei dem Blattfall u. s. w. durch die gleichen Mittel erreicht, welche so vielfach in Geweben zu partieller oder totaler Trennung der Zellen führen. Es bedarf deshalb auch nicht der von Wiesner ausgesprochenen Annahme, dass die im Herbst reichlicher entstehenden organischen Säuren die Trennung der Zellen vermitteln.

---

1) Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 232. 2) Vöchting, l. c., p. 233.

3) Knight, Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1811, p. 149; Hartig, Bot. Ztg. 1862, p. 82; Vöchting, l. c.

Abschnitt III. **Einfluss äusserer Verhältnisse.**

§ 27. In der Einleitung dieses Buches ist zur Genüge hervorgehoben, dass innere Eigenschaften der Pflanze, resp. ihrer Glieder, darüber entscheiden, ob überhaupt Wachsthum stattfindet und welcher Art die durch dieses erreichte Gestaltung ist, dass es aber stets einer Wechselwirkung mit der Aussenwelt bedarf, um die allgemeinen Bedingungen für Wachsthum und Thätigkeit überhaupt herzustellen. Denn z. B. ohne Zufuhr von Nährstoffen und ohne die genügende Temperatur vermag eine Pflanze nicht zu wachsen, und das Ausmaass dieser und anderer auf das Wachsthum influirender Factoren regulirt letzteres nach Zeit und Maass. Thatsächlich fällt deshalb die Gestaltung der Pflanze und ihrer Glieder nicht ganz übereinstimmend aus bei verschiedenen Individuen, welche unter ungleichen äusseren Bedingungen cultivirt werden. Doch wird damit der wesentliche Charakter der Pflanze und jedes einzelnen Gliedes, überhaupt der eigentliche Kern erblicher Merkmale, nicht vernichtet und die unter differenten Bedingungen gesetzmässig erzielbaren Abweichungen kehren in den Nachkommen der so cultivirten Individuen nicht wieder, wenn mit Herstellung gleicher äusserer Bedingungen die Ursache der differenten Gestaltung wegfällt.

Von äusseren Bedingungen influiren aber nicht nur solche auf das Wachsthum, welche für dessen Realisirung nothwendig erfüllt sein müssen, sondern auch Eingriffe, deren es zum Gedeihen der Pflanze nicht nothwendig bedarf. Uebrigens kann die für eine Pflanze nothwendige Bedingung für eine andere entbehrlich sein, und ausserdem werden durch einen unentbehrlichen Factor ausser den nothwendigen Einflüssen auch wohl solche erzielt, die für das Fortkommen der Pflanzen kein unbedingtes Erforderniss sind.

Unentbehrlich für alle Pflanzen ist Zufuhr von Nährmaterial, von Wasser und die Herstellung einer gewissen Temperatur. Bekanntlich wachsen ja ausgetrocknete oder bei zu niedriger, übrigens spezifisch verschiedener Temperatur gehaltene Pflanzen nicht, auch wenn genügendes Nährmaterial geboten ist, welches im Folgenden als eine gegebene Bedingung vorausgesetzt wird. Die auf Gewinn organischer Nahrung aus Kohlensäure und Wasser angewiesenen chlorophyllführenden Pflanzen bedürfen eben dieserhalb des Lichtes, das wenigstens für manche chlorophyllfreie Pflanzen entbehrlich ist, übrigens nicht für alle, da gewisse grüne und nicht grüne Pflanzen, trotz vorhandenen Nährmaterials, im Dunkeln nicht oder nur beschränkte Zeit wachsen. Die Eigenschaft der Schimmelpilze, ohne gewisse für andere Pflanzen nothwendige Aschenbestandtheile fortzukommen, ist in § 50 (Bd. I) mitgetheilt. Ebenso ist aus Früherem (Bd. I, Kap. VIII) bekannt, dass Gährungsorganismen, sofern genügende Gährthätigkeit ermöglicht ist, des in jedem andern Falle unentbehrlichen Sauerstoffs nicht bedürfen.

Im Allgemeinen üben aber in der Natur auch andere als die absolut nothwendigen Einwirkungen einen Einfluss auf das Wachsen aus, und hierdurch werden vielfach für den Organismus unter den gegebenen Verhältnissen vortheilhafte Erfolge angeregt. Dahin zählen u. a. geotropische Beugungen, ohne die nöthigenfalls eine Pflanze gedeihen könnte, ebenso verschiedene durch Druck und Verletzung erzielte Wachsthumsvorgänge. Wie ein für eine Pflanze noth-

wendiger Factor zugleich entbehrliche Vorgänge veranlasst, lehren z. B. die Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Denn für die Pflanze ist nicht absolut erforderlich, dass sie in Folge der Verdunklung in der Nacht schneller als am Tage wächst und heliotropische Krümmungen ausführt. Ebenso ist nicht absolut nothwendig das durch Temperaturschwankungen erzielte wiederholte Oeffnen und Schliessen gewisser Blüthen.

Mechanisch genommen, wird durch die äusseren Einflüsse der Vorrath an Spannkraft oder lebendiger Kraft vermehrt, oder es wird vorhandene Spannkraft durch auslösende Wirkung in Action gesetzt. Es gelten diese in der Einleitung allgemein betrachteten Gesichtspuncte auch für die das Wachsthum vermittelnden und beeinflussenden Vorgänge, und es wird in jedem einzelnen Falle das Bestreben der Forschung sein müssen, im Näheren zu bestimmen, in welcher Art eine Einwirkung und ihr Erfolg zu Stande kommt. Ausser der zu diesem führenden mechanischen Vermittlung wird auch die unmittelbare Wirkung des influirenden Agens, eventuell die Reihe von Vorgängen, welche letzteres mit der mechanischen Leistung verkettet, zu ermitteln sein. Dabei kann das gleiche Agens gleichzeitig mechanische (übertragende) und auslösende Wirkungen zu Stande bringen. So ist die in der producirten organischen Substanz aufgespeicherte Spannkraft der Arbeitsleistung des Lichtes äquivalent, während die Verlangsamung des Wachsthums durch Beleuchtung und die heliotropische Beugungen in Folge auslösender Wirkung des Lichtes zu Stande kommen. Die Einkrümmung der Ranken, resp. die geotropischen Beugungen von Pflanzentheilen sind Erfolge der auslösenden Wirkung eines Druckes, resp. der Schwerkraft, ausserdem wirkt aber auch ein Gegendruck nach Maassgabe seines mechanischen Aequivalentes hemmend auf das Wachsthum, und in solchem mechanischen Sinne kommt auch der durch das Gewicht der Zweige eines Baumes erzielte Zug als ein das Wachsthum hemmender oder fördernder Factor in Betracht.

Durchgehends ist das Wachsen, wie alle Thätigkeit der Pflanze, von einer Anzahl äusserer Umstände abhängig und ein Stillstand wird nothwendig auch dann schon herbeigeführt, wenn nur eine der nöthigen Bedingungen nicht in gehörigem Ausmaasse geboten ist, wenn etwa zu wenig Wasser in der Pflanze vorhanden oder die Temperatur zu gering ist. Daraus ergibt sich von selbst, dass der Erfolg eines influirenden Agens von den übrigen influirenden äusseren Bedingungen abhängig ist, und dieses gilt allgemein, gleichviel, ob wir nothwendige oder entbehrliche Einwirkungen ins Auge fassen. Denn mit der Temperatur, dem Wassergehalt u. s. w. wird die Reactionsfähigkeit der Pflanze verändert und bei niederer Temperatur wird z. B. das Wachsthum durch Beleuchtungswechsel oder durch Contact nicht in so hohem Grade beschleunigt oder verlangsamt (wenigstens nicht absolut), als es bei höherer Temperatur an derselben Pflanze der Fall gewesen wäre.

Wird aber durch den Einfluss eines Agens die Receptivität einer Pflanze oder eines Pflanzengliedes auch nur in quantitativer Hinsicht modificirt, so muss bei gleichzeitiger Variation zweier oder einiger Factoren nicht nothwendig genau ein solcher Erfolg herauskommen, wie er sich als Resultante dann ergeben hätte, wenn die durch jede einzelne Einwirkung erzielte Leistung unabhängig von dem durch eine andere Einwirkung erzielten inneren Zustand der Pflanze wäre. Unmittelbar ist es klar, dass bei Constanz aller übrigen Verhältnisse ein

Lichtwechsel einen ausgiebigeren Erfolg erzielt, als wenn gleichzeitig durch Verminderung der Temperatur oder des Wassergehaltes oder beider die Pflanze unempfindlicher gemacht wird. Tritt auch in anderen Fällen eine solche gegenseitige Beeinflussung nicht so klar hervor, so muss sie doch als möglich überall ins Auge gefasst werden, und so kann z. B. auch nicht a priori behauptet werden, dass das Licht eine gleiche heliotropische Krümmungskraft erstrebt, wenn diese für sich allein oder gleichzeitig mit einer geotropischen, sei es nun gleichsinnigen oder entgegengesetzten Wirkung zur Geltung kommt. Existiren aber solche gegenseitige Beeinflussungen, so muss im Allgemeinen immer bei bestimmten Combinationen, also bei bestimmten Relationen der wirksamen Factoren, eine maximale Leistung erzielt werden.

Immer aber ist es eine wichtige Aufgabe, zu ermitteln, welchen Einfluss, bei Constanz der übrigen Verhältnisse, die Variation eines Factors auf das Wachsen hat, und in solchem Sinne ist es auch zu nehmen, wenn schlechthin von dem durch Senkung der Temperatur, Licht u. s. w. erzielten Erfolge gesprochen wird. Zu dem Ende ist einmal die Abhängigkeit des Wachsthumsverlaufs von einem Agens nach Maass und Zahl zu bestimmen und naturgemäss müssen eventuell die Grenzen markirt werden, die nicht überschritten werden dürfen, wenn ein Stillstand des Wachsens nicht eintreten soll. Ein Stillstand wird ja jedenfalls dauernd erzielt, wenn durch extreme Wirkungen die Pflanze getödtet wird, aber auch ohne Verlust des Lebens kann die Pflanze unter Umständen in einen Starrezustand verfallen, aus dem sie mit Herstellung geeigneter Bedingungen zur Thätigkeit zurückkehrt. Wenn so durch Entziehung des Sauerstoffs, des Wassers, Herstellung niederer Temperatur das Wachsen zum Stillstand gebracht wird[1]), müssen noch nicht alle Functionen erloschen sein, und z. B. im sauerstofffreien Raume dauern gewisse Thätigkeiten fort, wie die intramoleculare Athmung lehrt (I, § 74). Auch die Aufhebung der Reizbarkeit bei Fortdauer der periodischen Bewegungen, was in den allerdings nicht wachsenden Gelenken von Mimosa pudica durch Chloroform oder durch dauernde Erschütterungen erzielt werden kann, mag als ein evidentes Beispiel dafür angeführt werden, dass durch bestimmte Wirkungen nur einzelne Functionen sistirt werden. Alle Thätigkeit dürfte in der nur leblosen, aber nicht todten Pflanze wohl nur dann gänzlich zum Stillstand gebracht sein, wenn das Wasser entzogen oder durch niedere Temperatur in Eis verwandelt ist. Uebrigens vermag ein fortgesetzter Starrezustand, wie er durch Entziehung von Sauerstoff u. s. w. erreicht wird, unter Umständen zum Tode zu führen (II, Kap. X).

Insofern als das Ausmaass einer äusseren Einwirkung gewisse obere und und untere Grenzen nicht überschreiten darf, wenn Wachsthum vor sich gehen soll, dürfen wir von einem Minimum und Maximum des bezüglichen Agens reden. Mit Steigerung dieses nimmt zumeist das Wachsen vom Minimum ab zunächst zu, erreicht ein mehr oder weniger prononcirtes Optimum, um weiterhin wieder bis zum Maximum abzunehmen. Ein solches Verhältniss besteht gegenüber der Temperatur und, wo Licht zum Wachsen nöthig ist, auch sicher gegenüber diesem, da extreme Lichtwirkungen eine Tödtung herbeiführen. Ferner bedarf es eines gewissen Minimums anorganischer Nährstoffe, die indess,

1) Gewisse Pflanzen vermögen auch trotz Nährstoffvorrath im Dunkeln nicht zu wachsen.

in zu hoher Concentration geboten, das Wachsthum hemmen oder ganz sistiren. Dasselbe gilt für Kohlensäure und Sauerstoff, die beide bei genügender partiärer Pressung den Tod des Organismus herbeiführen (I, § 72). Allgemein ist indess hinsichtlich der Abhängigkeit bestimmter Functionen von äusseren Verhältnissen ein prononcirtes Optimum nicht nöthig. So scheint die Athmung mit der Temperatur bis an die Lebensgrenze zuzunehmen (I, § 73), und wenn es sich um die Wirkung der freilich das Wachsen überhaupt nicht fördernden Gifte handelt, so ist klar, dass wohl von einem zur Erzielung eines merklichen Effectes nöthigen Minimum und einem von der Pflanze ertragenen Maximum, nicht aber von einem Optimum die Rede sein kann.

Da die Reactionsfähigkeit von äusseren Verhältnissen abhängig ist, so wird mit diesen auch die Lage von Minimum, Maximum und Optimum mehr oder weniger variiren. Zur Bestätigung dieser Voraussetzung für concrete Fälle reichen die allerdings bis dahin spärlichen Erfahrungen aus. Besonders schlagend tritt uns eine solche Verschiebung hinsichtlich der ohne Nachtheil ertragenen Temperatur bei denjenigen Pflanzen entgegen, die ohne Tödtung ausgetrocknet werden können. Denn wasserfrei können solche Objecte selbst über 100° C., ohne Schaden zu nehmen, erhitzt werden, und eine Tödtung erfolgt bei um so niederer Temperatur, je mehr Wasser die Versuchspflanzen enthalten.

Der Erfolg einer äusseren Einwirkung macht sich entweder sogleich oder erst nach einiger Zeit bemerklich, und häufig bedarf es längerer Zeit, ehe die Pflanze einen den neuen Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustand ihrer Thätigkeit erreicht hat, umgekehrt geht dann aber die Pflanze auch nur allmählich auf die frühere Thätigkeit zurück, wenn die Ausgangsbedingungen wieder hergestellt wurden. Eine mehr oder weniger weitgehende Nachwirkung der bisherigen äusseren Einflüsse muss mit Veränderung dieser also überall bemerklich werden, wo Herstellung und Vergehen der den äusseren Eingriffen entsprechenden inneren Zustandsänderung Zeit in Anspruch nehmen. Es gilt dieses für beliebige Vorgänge in der Pflanze, um indess am Wachsen zu bleiben, erinnere ich an die Sprosspilze, die nach vorausgegangener Sauerstoffathmung in gewissen Gährflüssigkeiten einige Zeit bei vollkommenem Abschluss des Sauerstoffs zu wachsen vermögen. Weiter wird das Wachsthum durch Verdunklung nur allmählich beschleunigt, der so inducirte Zustand aber auch nur allmählich durch Beleuchtung gehemmt, so dass nach Zutritt des Lichtes oft noch längere Zeit eine Zunahme der Zuwachsbewegung zu bemerken ist (II, § 24). Weiter halten u. a. auch die inducirten geotropischen und heliotropischen Beugungen noch einige Zeit nach Aufhören der veranlassenden äusseren Ursache an (II, § 69).

Die Zeitdauer einer Einwirkung ist in verschiedenem Sinne von Bedeutung. So wird nicht selten mit längerer Fortdauer abnormer Zustände der Tod herbeigeführt, und eine fortgesetzte Lichtentziehung lehrt u. a., wie der im Wachsthum ausgesprochene Erfolg nicht der durch Verdunklung zuvor beleuchteter Pflanzen zunächst erzielten Beschleunigung des Wachsens entsprechen muss, denn vielfach erreichen die Blätter an etiolirten Pflanzen nur sehr geringe Grösse. Ferner wird bei nur allmählicher Induction eine nur kurzdauernde Wirkung eines äusseren Agens vielleicht keinen merklichen Erfolg erzielen, der indess durch Summation zu Stande kommen kann, wenn in nicht zu langen

Intervallen solche kurzdauernde Wirkungen aufeinander folgen. Die Entstehung der täglichen Wachsthumsperiodicität lehrt weiter einen Erfolg kennen, der durch Zusammengreifen von Nachwirkungen und den durch äussere Einflüsse neu erzielten Wirkungen erreicht wird.

Bedeutungsvoll kann auch die Schnelligkeit des Wechsels äusserer Verhältnisse sein, denn wie durch Stoss ein Eisenstab zerbrochen wird, der eine entsprechende allmähliche Belastung recht wohl zu tragen vermag, ist es auch für die Pflanze durchaus nicht immer gleichgültig, ob sie durch plötzlichen oder langsamen Wechsel äusserer Einwirkungen in Anspruch genommen wird. So kann durch schnelles Aufthauen eine gefrorene Pflanze getödtet werden, die bei langsamem Aufthauen am Leben bleibt. Durch plötzliche Temperaturschwankungen kommen an gewissen Blüthen Bewegungsvorgänge zu Stande, die bei gleich grossem, aber nur allmählichem Wechsel der Temperatur kaum merklich hervortreten. Uebrigens haben auch vielfach erhebliche und plötzliche Schwankungen als solche keinen auffallenden Einfluss auf die in ihrer Thätigkeit den neuen äusseren Bedingungen sich accommodirenden Pflanzen.

An einer Pflanze sind im Allgemeinen auf äussere Eingriffe hin qualitativ oder wenigstens quantitativ verschieden reagirende Theile vereinigt, wie die allgemeinsten Erfahrungen lehren, gleichviel, ob verschiedene Glieder unter sich, gleichwerthige Zuwachselemente in verschiedenen Entwicklungsstadien oder verschiedene Zellen desselben Gliedes miteinander verglichen werden, auch gilt dieser Unterschied ebensowohl hinsichtlich des hier zu behandelnden Wachsens, als anderer Functionen. Die ungleiche Reactionsfähigkeit verschiedener Glieder einer Pflanze lehren u. a. evident die positiv oder negativ geotropischen (oder heliotropischen) Krümmungen, durch welche der Stamm und die Hauptwurzel endlich in lothrechte, Seitenäste und Seitenwurzeln aber der Regel nach in eine zur Verticalen schiefwinklig gerichtete Stellung gebracht werden. Mit Durchlaufung der grossen Periode ändert sich in einem Zuwachselemente mit dem Entwicklungsstadium die Wachsthumsfähigkeit, von der hinwiederum das Ausmaass der durch äussere Eingriffe erzielten Hemmung oder Förderung der Zuwachsbewegung abhängt. Ferner kann aber auch die Wachsthumsfähigkeit successiver Zuwachselemente verschieden ausfallen, wie die horizontal wachsenden, in gewissen Entwicklungsstadien aber geotropisch sich aufwärts krümmenden Rhizome zeigen.

Der Anstoss zu einer veränderten Receptivität kann durch äussere Bedingungen veranlasst werden, durch die ja im Allgemeinen die Reactionsfähigkeit mehr oder weniger beeinflusst wird. Einige nähere Beispiele werden in den folgenden Paragraphen Erwähnung finden, und so sei hier nur an einen evidenten Fall erinnert, nämlich dass nach dem Decapitiren ein Seitentrieb den Hauptstamm eines Nadelholzes zu ersetzen vermag, indem derselbe durch gesteigerte geotropische Krümmungsfähigkeit es bis zur verticalen Aufrichtung bringt.

Die Eigenschaft wachsender Pflanzentheile, auf gleiche äussere Eingriffe spezifisch verschieden zu reagiren, nennen wir mit Sachs[1]) Anisotropie, benutzen übrigens dieses Wort zur Bezeichnung der ungleichen Reactionsfähigkeit

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 226.

im Allgemeinen, beschränken es also nicht auf die Fälle, in denen die differente Receptivität dadurch angezeigt wird, dass Organe gegenüber gleichsinnigen Einwirkungen (wie Stengel und Wurzel gegenüber der Schwerkraft) ungleiche Lagen im Raume als endliche Gleichgewichtslage erreichen. Demnach ist auch ein Blatt (mit Bezug auf Ober- und Unterseite) anisotrop, das gegen die Schwerkraft verschieden reagirt, je nachdem es mit seiner morphologischen Ober- oder Unterseite erdwärts gewandt wird, oder eine Ranke, deren eine Flanke allein durch Contact gereizt wird, ebenso können verschiedene Entwicklungsstadien eines Organs unter sich anisotrop sein.

Die inneren Dispositionen, vermöge deren eine Wurzel anders wie ein Stengel, eine Seitenwurzel anders als die Hauptwurzel reagirt, lassen sich aus der wahrnehmbaren Structur nicht ableiten. An anatomische Differenzen ist also die Anisotropie nicht nothwendig gekettet, doch pflegen u. a. Ober- und Unterseite von Blättern, Thallomen u. s. w. unter sich anisotrop zu sein, wenn sie sichtbare Structurunterschiede bieten. Die physiologische Bilateralität erfordert also nicht unbedingt eine morphologisch-anatomische Bilateralität, mit der indess Anisotropie Hand in Hand zu gehen pflegt [1]. Analoges gilt aber auch hinsichtlich des Gegensatzes zwischen Spitze und Basis der Pflanze oder eines Pflanzenorganes, ein Gegensatz, den wir morphologische, resp. physiologische Verticibasalität nennen können.

Eine in den Hauptzügen richtige Auffassung der Bedeutung äusserer Einflüsse auf Wachsthums- und Bewegungsvorgänge findet sich in Dutrochet's Schriften [2]. Aus der gesammten Darstellung, wie aus einzelnen Aussprüchen geht klar hervor, dass Dutrochet sich bewusst war, dass es eines gewissen Ausmaasses äusserer Bedingungen bedarf, um den Pflanzen die ihnen spezifisch eigenthümliche Thätigkeit und Reactionsfähigkeit zu ermöglichen. Gelegentlich wird auch hervorgehoben, dass bei Mimosen Beleuchtung einmal in diesem Sinne nöthig ist, und dass Licht ausserdem in der reactionsfähigen Pflanze noch besondere, durch die Bewegungen angezeigte Vorgänge anregt (l. c., p. 134). Auch bei Treviranus [3] ist richtig zwischen inneren (subjectiven) und äusseren Ursachen des Wachsens unterschieden, die hemmend und fördernd eingreifen. In dieser Hinsicht wird freilich in vielen anderen Schriften die nöthige Klarheit vermisst, die in hervorragender Weise in den zunächst auf Bewegungsvorgänge bezüglichen Auseinandersetzungen von Sachs [4] uns entgegentritt. Dieser hob namentlich auch hervor, wie schon bei Mangel einer einzigen äusseren Bedingung Starrezustände erzielt werden können, und wie, wenn der reactionsfähige Zustand vorhanden ist, die durch äussere Verhältnisse veranlassten Bewegungen (parato-

---

1) Diese Bezeichnung wurde von Sachs (l. c., p. 227) vorgeschlagen. Unter Bilateralität verstehe ich, wie Frank (Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 148), den Gegensatz zwischen zwei beliebigen Seiten, also sowohl zwischen Ober- und Unterseite, als zwischen rechter und linker Hälfte eines Blattes. Auch Sachs scheint Bilateralität jetzt (l. c.) in diesem weiteren Sinne zu nehmen. Vgl. dazu Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 208.

2) Namentlich in Rech. anat. et physiol. sur la structure intime d. animaux et d. végétaux 1824, p. 8—162. — Prinzipiell gleiche Gesichtspuncte gelten natürlich hinsichtlich des Verhältnisses zwischen äusseren Einwirkungen und anderen Vorgängen, als das Wachsen. Auf die Bewegungsvorgänge wird hier zugleich Rücksicht genommen, weil auch die ohne Wachsthum vermittelten häufig mit Rücksicht auf das Verhältniss zu äusseren Einwirkungen untersucht wurden.

3) Physiologie 1838, Bd. 2, p. 127, 141, 142.

4) Flora 1863, p. 449. Insofern Licht oder Wärme zur Herstellung des thätigen und reactionsfähigen Zustandes nöthig ist, spricht Sachs von einem Phototonus oder Thermotonus.

nische Bewegungen, Receptionsbewegungen[1]) zu unterscheiden sind von den aus inneren Ursachen entspringenden, den autonomen oder spontanen Vorgängen[2]).

Dutrochet hat auch richtig erkannt, dass äussere Eingriffe, wie Licht, Schwerkraft, Stoss u. s. w. spezifisch verschiedene Erfolge erzielen, insofern sie nur auslösende Wirkungen sind, auf welche der Organismus nach Maassgabe seiner spezifischen Qualitäten antwortet[3]). Der Vergleich mit den durch Nerven im thierischen Organismus übermittelten Reizen kann über diese richtige Auffassung keinen Zweifel lassen, sowie hieraus und aus anderen Stellen bestimmt hervorgeht, dass Dutrochet die durch das auslösende Agens direct erzielte Wirkung und den weiteren Erfolg der Auslösung, insbesondere auch die zur Ausführung eines Wachsthums- und Bewegungsvorgangs dienstbaren mechanischen Mittel getrennt hielt[4]). Das in dieser Hinsicht in der Einleitung Gesagte genügt zur Klarstellung des Sachverhaltes und lässt die Nothwendigkeit erkennen, einmal das Studium der mechanischen Mittel der Ausführung und ausserdem die auslösende Wirkung als solche, ferner die unter Umständen verwickelte genetische Verknüpfung zwischen beiden ins Auge zu fassen[5]). Die thatsächlich bestehende ungleiche Reactionsfähigkeit verschiedener Pflanzen und Pflanzentheile fordert aber spezifisch verschiedene innere Dispositionen, die eben, so weit und so lange sie keiner Erklärung zugänglich sind, als gegeben hingenommen werden müssen. Dem Wesen der Sache nach gilt hier also Aehnliches, wie hinsichtlich der Sinnesnerven der Thiere, die auch nur auf bestimmte Eingriffe und in spezifisch verschiedener Weise reagiren, resp. Thätigkeiten im Organismus auslösen[6]).

Im Folgenden wird zwar in erster Linie die Fortbildung vorhandener Organe ins Auge gefasst, doch ist öfters auch auf die ja gleichfalls durch Wachsthumsvorgänge vermittelten Neubildungen Rücksicht genommen. Ohnedies führen zuweilen äussere Eingriffe zu gleichem Erfolge, wenn es sich um Fortbildung gegebener oder erst zu bildender Anlagen handelt[7]). Nicht immer freilich dürfen Neubildung und Fortbildung gleichwerthig genommen werden, denn manchen Pflanzentheilen wird während ihrer Entstehung durch äussere Agentien und in Abhängigkeit von deren Angriffsart ein Complex von Eigenschaften inducirt, der für die fernere Reactionsfähigkeit bestimmend ist. Auf diese Thatsachen kommen wir erst in § 40 zu sprechen. Dagegen finden manche auffällige Erfolge äusserer Einwirkungen, wie Geotropismus, Heliotropismus, Einkrümmung der Ranken, periodische Bewegungen, hier nur ganz beiläufig Berücksichtigung, da diese Bewegungsvorgänge in besonderen Kapiteln behandelt werden.

A. Einfluss der Temperatur.

§ 28. Die hohe Abhängigkeit der Entwicklung der Pflanzen von der Temperatur ergibt sich schon aus den im Freien zu gewinnenden Beobachtungen. Ziemlich zahlreiche experimentelle Prüfungen haben dann im Näheren festgestellt, dass hinsichtlich der Zuwachsbewegung ein spezifisch und auch individuell verschiedenes Minimum, Optimum und Maximum besteht. Im Allgemeinen scheint die nach der Wachsthumsschnelligkeit bei verschiedenen Temperatur-

---

1) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 2.

2) Vgl. übrigens auch Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 287, u. Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 307.

3) Vgl. u. a. Dutrochet 1824, l. c., p. 107 u. 130. — In späteren Schriften und nicht selten bis in unsere Zeit sind auslösende Wirkungen und mechanische Vermittlung einer Action öfters in unbegreiflicher Weise verwechselt.

4) Senebier (Physikal.-chem. Abhandl. 1785, 2. Thl., p. 88) bemerkte, dass man wohl den Erfolg einer Lichtwirkung wahrnehme, indess nicht die directe Wirkung des Lichtes beobachte.

5) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 203.

6) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 282.

7) Vgl. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 27, 66 u. a.

graden construirte Curve gegen die Abscissenachse hin convex gekrümmt, übrigens in der Gegend des Optimums concav gekrümmt zu sein. Einige Beobachtungen weisen auch auf secundäre Maxima der bezüglichen Curve hin, doch ist es fraglich, ob diese nicht den unvermeidlichen Versuchsfehlern entspringen.

Die Lage des Minimums bewegt sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Denn während das Wachsthum mancher, insbesondere der aus warmen Ländern stammenden Pflanzen schon bei + 10—15° C. stille steht[1], vermögen andere Pflanzen noch bei 0° oder sogar bei etwas tieferer Temperatur zu wachsen. Ja das Wachsthum nicht weniger Algen hochnordischer Meere scheint bei 0° noch sehr ansehnlich zu sein, und auch manche alpine Pflanzen, die, wie Protococcus nivalis, auf dem Schnee leben oder, wie Soldanella, durch eine Schneedecke durchbrechen, müssen[2] so gut wie die im ersten Frühjahr bei uns blühenden Pflanzen jedenfalls die Fähigkeit haben, schon bei geringen Wärmegraden sich kräftig zu entwickeln. Ein freilich nur sehr geringes Wachsen kommt übrigens auch in anderen Pflanzen unserer Heimath, wie in Getreidearten, Ahorn u. s. w., noch bei 0° und bei wenig darüber liegender Temperatur zu Wege.

Die obere Temperaturgrenze des Wachsens scheint zumeist zwischen 35° und 46° C. zu liegen, ist jedoch nach verschiedenen Forschern für einige Pflanzen schon mit 25—30° C. erreicht. Bei hoch liegendem Maximum rückt die Wachsthumsgrenze so nahe an die zumeist mit 42—52° C. erreichte Tödtungstemperatur, das Ultramaximum, heran, dass vielleicht in manchen Fällen ein Stillstand erst mit dem Tode erzielt wird, während bei tieferer Lage des Maximums sicher ein Temperaturintervall bleibt, innerhalb dessen Wärmestarre das Wachsthum hindert. Bei Pflanzen eines warmen Klimas scheint das Maximum im Allgemeinen nicht höher zu liegen, als bei Pflanzen kälterer Gegenden, und es ist noch fraglich, ob vielleicht solchen Pflanzen ein geringeres Maximum zukommt, die an ihren natürlichen Standorten hohe Erwärmungen nicht auszuhalten haben[3]. Das Temperaturintervall, innerhalb dessen Wachsthum stattfindet, ist also bei hoher Lage des Minimums öfters erheblich verkleinert.

Das Optimum ist in den meisten Fällen zwischen 22—37° C. angegeben, und nach den vorliegenden Beobachtungen scheint mit einem hohen Minimum häufig eine hohe Lage des Optimums verknüpft zu sein. In dieser Richtung lässt sich übrigens eine allgemeine Gesetzmässigkeit nicht erkennen, und beispielsweise liegt nach Nägeli[4] das Optimum für noch bei 0° wachsende Spaltpilze bei 37° C. Mit solchem Hinaufrücken des Optimums fällt die Curve der Zuwachsbewegung steiler nach dem Maximum hin ab, und überhaupt scheint, vom Optimum ab gerechnet, gewöhnlich eine Temperaturzunahme das Wachsen stärker zu verlangsamen, als eine gleich grosse Temperaturabnahme unterhalb des Optimums.

---

1) Auf das relativ hohe Temperaturminimum der warmen Ländern entstammenden Pflanzen machte schon de Candolle aufmerksam, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 277. Vgl. auch Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 365, u. F. Haberlandt, Wiss.-prakt. Unters. auf d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1875, I, p. 117.

2) Vgl. Kerner, Bot. Ztg. 1873, p. 437.

3) Vgl. Tietz, Ueber die Keimung einiger Coniferen u. Laubhölzer 1874, p. 29, u. G. Haberlandt, Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 58.

4) Die niederen Pilze 1877, p. 159.

Im Allgemeinen wird die Lage der fraglichen Cardinalpuncte der Temperatur eine der Gesammtheit der Lebensverhältnisse angepasste sein. Hinsichtlich der niederen Lage des Minimums der auf kaltes Klima angewiesenen Pflanzen, der oft höheren Lage des Optimums bei Pflanzen wärmerer Gegenden ist solches ja einleuchtend, und wenn so einfache Beziehungen anderweitig uns nicht entgegentreten, so darf nicht vergessen werden, dass zur richtigen Würdigung vortheilhafter Receptivität die Gesammtheit aller Functionen der Pflanzen und ihre gegenseitige Abhängigkeit ins Auge zu fassen ist. Von solchem allseitigen Gesichtspunct aus kann in der That, schon mit den heutigen Erfahrungen, es vortheilhaft für die Pflanze erscheinen, dass schon in unserem Klima bei starker Insolation die optimale Wachsthumstemperatur zeitweise überschritten wird; übrigens ist hier nicht der Platz, dieses Thema weiter auszumalen.

Bei verschiedenen Individuen und für verschiedene Glieder derselben Pflanze können die fraglichen Cardinalpuncte gewisse Verschiedenheiten bieten, endlich auch mit den Entwicklungsstadien und mit äusseren Bedingungen variiren; dies zu constatiren, reichen die freilich spärlichen Erfahrungen aus. Sachs[1]) beobachtete, dass die zur Keimung von Samen ausreichende Temperatur eine gedeihliche Entwicklung der Keimpflanzen nicht gestattet, und nach Wiesner[2]) ist das Mimimum der Sporenkeimung von Penicillium glaucum (1,5—2,5° C.) geringer, als das für Fortentwicklung des Micels nöthige Minimum (2,5—3° C.). Hierbei liegt zugleich das Optimum (26° C.; Maximum = 35—40° C.) höher, als bei der Sporenkeimung (22° C.; Maximum = 41—43° C.). Ausserdem ist hinsichtlich der veränderlichen Lage der Cardinalpuncte für verschiedene Glieder einer Pflanze kaum Sicheres bekannt[3]). Uebrigens dürfte bei manchen in früher Jahreszeit blühenden Pflanzen die zur Entwicklung ausreichende Temperatur bei niederen Wärmegraden erreicht sein, welche vielleicht den späterhin sich ausbildenden vegetativen Theilen nicht mehr genügen[4]).

Die Verschiebung der Cardinalpuncte unter gewissen veränderten äusseren Bedingungen ergibt sich aus den allgemeinen Erwägungen des vorigen Paragraphen als Nothwendigkeit. Von speziellen Thatsachen erwähne ich noch, dass die Vermehrung der Spaltpilze nach Nägeli[5]) in ungleich zusammengesetzten Nährlösungen bei verschiedenen Temperaturgraden aufhört, und nach Brefeld[6]) der Hut von Coprinus stercorarius bei Temperaturen unter 12° C. nur bei Beleuchtung, über 15° C. aber auch bei anhaltender Verfinsterung zur Ausbildung kommt. In § 25 (Bd. II) ist ausserdem mitgetheilt, dass die Cultur-

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 336.

2) Unters. über d. Einfluss d. Temperatur auf die Entwicklung von Penicillium glaucum, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1873, Bd. 67, Abth. 1, p. 9.

3) Vgl. de Vries, De invloed der Temperatur of de Levensverschijnseln der planten 1870, p. 96.

4) Vgl. Sachs, l. c., p. 369; Batalin, Botan. Jahresb. 1875, p. 591. Nach Batalin fallen die Blüthen mancher Frühlingsblumen ab, wenn die Knospen in höherer Temperatur getrieben werden. — Ueber Gestaltungsdifferenzen der bei verschiedener Temperatur erzogenen Keimpflanzen vgl. Sachs, Jahresb. d. Agrikulturchemie 1859—60, p. 98; Bialoblocki, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 441.

5) Theorie d. Gährung 1879, p. 91.

6) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, Basidiomyceten, p. 95.

bedingungen augenscheinlich auch in den nächsten Nachkommen eine etwas abweichende Reactionsfähigkeit induciren können.

In verschiedenen Phasen der grossen Periode wird im Allgemeinen dieselbe Temperaturänderung eine um so grössere absolute Hebung oder Senkung der Zuwachsbewegung erzielen, je ansehnlicher die Wachsthumsschnelligkeit wird. Dieses ergibt sich auch aus den von Sachs[1]) und Strehl[2]) beobachteten Thatsachen. Dagegen ist noch unbekannt, ob die Zuwachsbewegung in allen Phasen der grossen Periode immer proportional der Wachsthumsschnelligkeit beeinflusst wird, oder ob ein so einfaches Verhältniss nicht besteht.

Bei Temperaturschwankungen nehmen die Pflanzen gewöhnlich schnell die dem neuen Wärmegrade entsprechende Wachsthumsschnelligkeit an, so dass die Curve für diese mit der Temperatur steigt und fällt, so lange letztere unterhalb des Optimums bleibt[3]). Der Act des Temperaturwechsels scheint bei den meisten Pflanzen keinen bemerklichen Einfluss auf das Wachsen zu haben, bringt indess an Blüthen von Crocus, Tulipa und einigen anderen Pflanzen eine erhebliche Wachsthumsbeschleunigung zu Wege (II, § 59) und hat vielleicht, nach früher Mitgetheiltem (II, p. 110), auf die in Winterruhe befindlichen Pflanzen einen fördernden Einfluss.

Die von Köppen[4]) für Keimpflanzen behauptete Wachsthumshemmung durch Temperaturschwankungen hat dagegen Pedersen[5]) in seinen mit Vicia faba angestellten Versuchen nicht bestätigt gefunden. Da hierbei in $^1/_4$- oder 1stündigen Intervallen die Wurzeln aus warmem in kaltes Wasser übertragen wurden, so war der Wechsel allerdings ein plötzlicher, doch wurden nur Schwankungen zwischen 10—20° R. benutzt, und so ist nicht ausgeschlossen, dass bei Anwendung grösserer Temperaturextreme ein bemerklicher Einfluss zu Stande kommt.

Historisches und Methodisches. Nachdem Lefebure[6]) für keimende Samen von Raphanus sativus Minimum und Maximum der Temperatur constatirt hatte, wurden diese Extreme, sowie auch das Optimum für verschiedene Keimpflanzen von de Candolle[7]) sowie von Edwards und Colin[8]) verfolgt. Weiter wurde dann dieser Gegenstand von Sachs[9]) umfassend studirt und späterhin wurden von verschiedenen anderen Forschern weitere Beiträge geliefert. Am häufigsten sind hierbei Keimpflanzen zur Beobachtung gewählt.

In methodischer Hinsicht handelt es sich um Herstellung möglichst constanter Temperaturen, die lange Zeit erhalten werden müssen, wenn es sich um Ermittlung von Minimum und Maximum handelt, da hier Wochen und selbst Monate verlaufen können, ehe eine Fortentwicklung bemerklich wird. Die Grösse der Zuwachsbewegung in gleicher Zeit (mit Beachtung der grossen Periode) oder die zur Erreichung gleicher Entwicklungsstadien nöthige Zeit charakterisirt natürlich die relative Wirksamkeit verschiedener Wärmegrade. Muss höhere Temperatur lange Zeit constant gehalten werden, so wird man zumeist auf Thermostaten angewiesen sein, die in verschiedener zweckdienlicher Weise construirt sind. Ich beschränke mich darauf, den in Fig. 15 abgebildeten Apparat zu erwähnen, der bei

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 164.
2) Unters. über d. Längenwachsthum d. Wurzel u. s. w. 1874, p. 28.
3) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 164.
4) Wärme u. Pflanzenwachsthum, 1870.
5) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 563. Vgl. dazu Köppen, Botan. Jahresber. 1875, p. 778.
6) Expérienc. sur l. germination 1801, p. 124.
7) Pflanzenphysiol., übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 276.
8) Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér., Bd. I, p. 270, u. 1836, II sér., Bd. 5, p. 7.
9) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 338.

richtiger Handhabung während Wochen und selbst Monaten die Temperaturschwankungen auf $^1/_5$—1° C. einzuengen gestattet. Das cylindrische Zinkgefäss *z* hat innen die Pflanze aufzunehmen und ist zwischen den doppelten Wandungen mit Wasser gefüllt (Einguss bei *e*). Die übergestülpte Glocke dient zur Aufnahme eines Thermometers *t* und eines Thermoregulators *r*. Aus diesem gelangt das Gas in den Brenner *b*, der auch eine äusserst kleine Flamme zu benutzen gestattet. Um die aus den Druckschwankungen in der Gasleitung stammenden Oscillationen zu vermeiden, hat das Leuchtgas den übrigens vortrefflich regulirenden Druckregulator *d* zu passiren, ehe es in den Thermoregulator gelangt[1]. Natürlich können auch andere temperirte Räume verwandt werden, und für niedere Temperaturen haben Eiskeller und Quellen mit constanter Temperatur Verwendung gefunden. Weiter kann hier auf die Mittel, um bei bekannten Temperaturen makroskopisch und mikroskopisch zu beobachten, nicht eingegangen werden. Bei mikroskopischer Beobachtung in Anwendung gekommene Apparate sind bei Nägeli und Schwendener[2] und namentlich bei Gscheidlen[3] beschrieben. Für gewisse Zwecke vortrefflich ist eine einfache, von Velten[4] angewandte Methode.

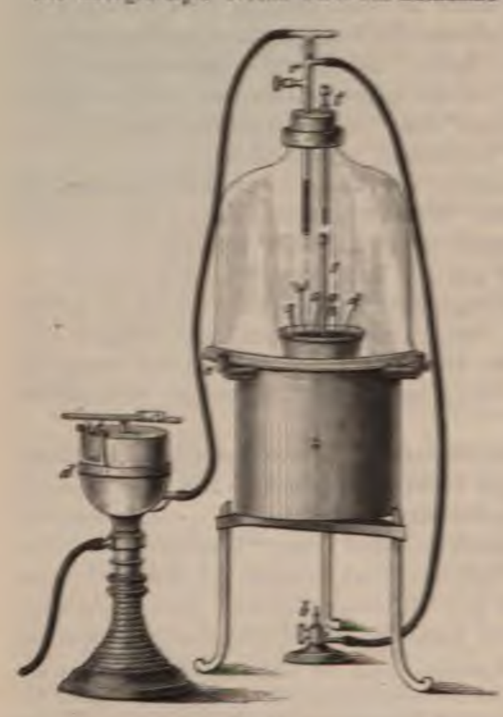


Fig. 15.

Die Lage der Cardinalpuncte. Im Folgenden sind die Cardinalpuncte der Temperatur nach den von Sachs (S)[5], de Candolle (C)[6], Köppen (K)[7], de Vries (V)[8] angestellten Beobachtungen für eine Anzahl Pflanzenarten zusammengestellt; durch die hinter den Horizontalreihen stehenden Buchstaben *S*, *C*, *K*, *V* ist der Autor angezeigt. Die Maxima und Minima sind zum Theil durch das Nichtkeimen der Samen, zum Theil durch das unterbleibende Wachsthum an den Keimpflanzen (de Vries) constatirt. Die Optima wurden durch die erreichten Wurzellängen oder durch die Zuwachsgrösse gleichartiger, verschiedener Temperatur ausgesetzter Wurzeln (z. Th. incl. des hypocotylen Gliedes) ermittelt. Auf Wurzeln beziehen sich auch alle folgenden Werthe; ihr Wachsthum im Boden bietet übrigens hinsichtlich der Erhaltung constanter äusserer Bedingungen einige Vortheile. Solche sind bei Experimenten mit Keimpflanzen auch durch das Vorhandensein von Reservestoffen und die Möglichkeit, Versuche im Dunkeln ausführen zu können, gegeben. Die Versuchsanstellung ist im Näheren in den Originalen nachzusehen.

---

1) Ueber anderweitige Apparateinrichtungen vgl. u. a. Sachs, l. c.,; Velten, Bot. Ztg. 1876, p. 330; Just in Beiträgen z. Biologie v. Cohn 1877, Bd. 2, p. 347; Pedersen, Rech. sur l. levure 1878, p. 6.

2) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 468. 3) Physiol. Methodik 1876, p. 249.

4) Flora 1876, p. 196. 5) L. c. und Lehrbuch, IV. Aufl., p. 802.

6) Biblioth. universell. d. Génève 1865, Bd. 24, p. 243. Ich benutze die von Sachs (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 803) aus der graphischen Darstellung de Candolle's abgeleiteten Zahlen.

7) Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 43.

8) Matériaux pour l. connaissance d. l'influence d. l. température 1870, p. 16. Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises 1870, Bd. 5. Auszug aus der p. 124, Anmerkung 3, citirten Arbeit.

	Minimum für Wachsen °C.	Optimum °C.	Maximum °C.	
Triticum vulgare	5,0	28,7	42,5	S
	7,5	29,7		K
Hordeum vulgare	5,0	28,7	37,7	S
Sinapis alba	0,0	21,0	28,0	C
		27,4	über 37,2	V
Lepidium sativum	1,8	21,0	28,0	C
		27,4	unter 37,2	V
Linum usitatissimum	1,8	21,0	28,0	C
		27,4	über 37,2	V
Trifolium repens	5,7	21—25	unter 28,0	C
Phaseolus multiflorus	9,5	33,7	46,2	S
Pisum sativum	6,7	26,6		K
Lupinus albus	7,5	28,0		K
Zea mais	9,5	33,7	46,2	S
	9,6	32,4		K
	9,0	21—28	35,0	C
Cucurbita pepo	13,7	33,7	46,2	S
Sesamum orientale	13,0	25—28	unter 45,0	C

Für Phaseolus vulgaris, Helianthus annuus, Brassica rapa, Cannabis sativa fand de Vries das Optimum bei 31,5° C., das Maximum lag bei der zuerst und zuletzt genannten Pflanze über 42,5° C., bei Helianthus und Brassica unter 42,5° C. Höhere Temperaturgrade wurden von de Vries nicht benutzt, und da die nächst tiefere Temperatur, die zum Vergleich kam, 38,6° C. war, so folgt aus den Versuchen, dass zwischen dieser Temperatur und 42,5° C. das Maximum für Wurzeln von Helianthus und Brassica zu liegen kommt. Analog folgt für das Optimum, dass es zwischen 29,0° C. und 34,0° C. fällt, da bei der Temperatur 31,5° C. die grösste Zuwachsbewegung stattfand. Ebenso wurde in anderen Fällen bei 27,4° C. das ausgiebigste Wachsthum gefunden, als 21,6° C. und 30,6° C. die nächstliegenden, im Experiment zur Verwendung gekommenen Temperaturen waren. Auch die Experimente der anderen Forscher lassen einen gewissen Spielraum, der indess in manchen Versuchen, wie in denen von Köppen, auf 1 oder wenige Grade eingeengt wurde. Aus diesen und anderen in der experimentellen Ausführung und in individuellen Differenzen liegenden Gründen kann die nicht völlige Uebereinstimmung der von verschiedenen Forschern gefundenen Cardinalpuncte nicht überraschen. Immerhin sind wohl gewiss Optimum und Maximum von de Candolle viel zu gering angegeben, denn auch in Versuchen F. Haberlandt's[1]), die, beiläufig bemerkt, auf Samen vieler Pflanzenarten sich erstrecken, fällt u. a. das Optimum für Sinapis alba und Linum usitatissimum zwischen 31—37° C., für Zea mais zwischen 44—50° C., nähert sich also den von anderen Forschern, abgesehen von de Candolle, gefundenen Werthen. Auch für andere Pflanzen stimmen Haberlandt's Erfahrungen ziemlich mit denen anderer Forscher überein. Dasselbe gilt hinsichtlich des von Just[2]) für Gerste (und Hafer) bestimmten Maximums.

Maximum und Minimum wird sicher vielfach weiter hinauszuschieben sein, da die auf beschränkte Zeit ausgedehnten Experimente (die Versuche von Sachs dauerten z. B. höchstens 34 Tage) ein äusserstes langsames Wachsen übersehen lassen konnten. In der That liegt das Minimum nach Versuchen Uloth's[3]) und Haberlandt's[4]) auch für einige der in

1) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 113.
2) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 324.
3) Flora 1871, p. 185, u. 1875, p. 266.
4) Wissensch.-prakt. Unters. auf d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1875, I, p. 109.

obiger Tabelle genannten Pflanzen wesentlich tiefer. Besonders entscheidend sind die Experimente Uloth's, in denen die Samen mitten im Eis eines Eiskellers eingefroren waren oder sich auch in einer mit Erde gefüllten Kiste befanden, die ringsum von einer mächtigen Eisschicht umgeben war. Unter solchen Umständen keimten u. a. nach längerer Zeit Triticum, Hordeum und Pisum sativum, ferner noch viele andere, namentlich viele Samen von Gramineen und Cruciferen. Offenbar war aber hierbei die Temperatur dauernd 0° und eine Erwärmung durch zutretende Lichtstrahlen[1]) war durch Abschluss des Lichtes vermieden. Durch Athmung kam sicher eine höchstens minimale Erwärmung der Pflänzchen zu Stande und eine solche fordert das beobachtete Einbohren der Wurzeln in Eis nicht. Denn auch durch Druck wird etwas Eis verflüssigt, das, in die sich gegen das Eis stemmende Wurzel aufgenommen, vor Wiedergefrieren bei 0° geschützt ist. In den Experimenten Haberlandt's keimten gleichfalls viele Pflanzensamen in einem Kasten, dessen Temperatur zwischen 0° und + 1° C. gehalten wurde. Wenn hierbei gerade Weizen, Gerste u. a. zu Grunde gingen, die Uloth bei 0° keimen sah, so folgt hieraus, dass bei nur langsamer Regung der Lebensthätigkeit die Gefahr des Verkommens gross ist. Durch längeres Erwärmen auf das Maximum wird übrigens nach Just[2]) die Keimtüchtigkeit beeinträchtigt. Weiter hat Kerner[3]) das Keimen der Samen verschiedener Alpenpflanzen bei niedriger Temperatur nachgewiesen, indem er die Objecte in eine dauernd ungefähr 2° C. warme Quelle brachte.

Die Lage der Cardinalpuncte bei niederen Organismen bietet augenscheinlich ebenso weitgehende specifische Unterschiede, wie bei höheren Pflanzen. Aus Kjellmann's[4]) Beobachtungen in der Mosselbay (Spitzbergen) ist bekannt, dass die hier lebenden Algen noch lebhaft wachsen, während die Temperatur des Wassers zwischen 0 und —1,8° C. liegt und überhaupt ihren Entwicklungscyklus in wohl niemals auf einigermaassen ansehnliche Temperatur kommendem Wasser vollenden. Ebenso sind Kap. VIII (Bd. II) noch Beispiele für Bildung und Bewegung von Schwärmsporen in dem Gefrierpunct nahem Wasser mitgetheilt. Keimung gewisser Pilzsporen bei Temperaturen wenig über Null hat H. Hoffmann[5]) beobachtet. Für gewisse Bacterien liegt nach Nägeli das Minimum bei 0, das Optimum bei 37° C. Dagegen fand Eidam[6]) für Bacterium termo das Minimum bei 5—5½° C., das Optimum bei 30—35° C., das Maximum unter 40° C., während Bacillen nach Cohn[7]) noch zwischen 47—50° C. sich vermehren. Für Hefe bestimmte Pedersen[8]) das Optimum zu 28—34° C., das Maximum gegen 38° C., und das Minimum scheint hier auch nahe an Null zu liegen[9]). Aspergillus glaucus vermag nach Eidam (l. c., p. 220) noch bei 45° C. zu wachsen, während Sporen von Ustilago carbo nach Scheltinger[10]) schon bei 35° C. nicht keimen.

Zur Charakterisirung der ungleichen Zuwachsbewegung bei verschiedener Temperatur sind im Folgenden nach Köppen[11]) diejenigen Längen der hypocotylen Achse (incl. Wurzel) angegeben, welche bei gleicher ursprünglicher Länge die nachgenannten Keimpflanzen in 48 Stunden erreicht hatten. (Tabelle s. nebenstehend.)

In diesen Versuchen war die Temperatur während der Versuchsdauer sehr constant gehalten, die durch individuelle Eigenheiten erzielten Abweichungen machen sich indess offenbar in den gemessenen Werthen geltend. Zu ähnlichen Resultaten führen die früher von Sachs (l. c.), dann von de Vries (l. c.) und von F. Haberlandt[12]) angestellten Mes-

---

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch, III. Aufl., p. 635.

2) L. c., p. 325. 3) Bot. Ztg. 1873, p. 437.

4) Bot. Ztg. 1875, p. 771. Ueber Protococcus nivalis vgl. Sachs, Experimentalphysiol., p. 54.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321.

6) Cohn's Beiträge zur Biologie 1875, Bd. I, p. 216.

7) Ebenda 1877, Bd. 2, p. 271.

8) Rech. sur quelques facteures qui ont de l'influence sur la propagation de la levure 1878, p. 11. Separatabz.

9) Vgl. A. Mayer, Gährungschemie 1876, II. Aufl., p. 133.

10) Botan. Jahresb. 1876, p. 719. 11) L. c., p. 40.

12) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 115.

Temperatur °C.	Lupinus albus mm	Pisum sativum mm	Vicia faba mm	Zea mais mm	Triticum vulgare mm
10,4		5,5			4,6
14,4	9,1	5,0			4,5
17,0	11,0	5,3			6,9
21,4	25,0	25,5	9,3	3,0	41,8
24,5	31,0	30,0	10,1	10,8	59,1
25,1	40,0	27,8	11,2	18,5	59,2
26,6	**54,1**	**53,9**	**21,5**	29,6	86,0
28,5	50,1	40,4	15,3	26,5	73,4
30,2	43,8	38,5	5,6	**64,6**	**104,9**
31,1	43,3	38,9	8,0	49,4	91,4
33,6	12,9	8,0		50,2	40,3
36,5	12,6	8,7		20,7	5,4
39,6	6,1			11,2	

sungen. Sachs fand u. a für Zea mais folgende erreichte Wurzellängen (Lehrbuch, IV. Aufl., p. 803):

	Temperatur	Wurzellänge
in 2 mal 48 Stunden	17,1 °C.	2,5 mm
in 48 »	26,2 »	24,5 »
» » »	33,2 »	39,0 »
» » »	34,0 »	**55,0** »
» » »	38,2 »	25,2 »
» » »	42,5 »	5,9 »

Für die nur locale Wirkung der Temperatur sind bereits p. 112 Beispiele angeführt, in denen eben nur die in einen warmen Raum geführten, nicht die in der Kälte bleibenden Pflanzentheile sich entwickelten. — Besondere Beispiele, dass die Cardinalpuncte für andere Functionen wesentlich andere Lage als Maximum, Optimum, Minimum der Wachsthumstemperatur haben können, brauchen hier nicht gegeben zu werden.

Woher es kommt, dass trotz gesteigerter Molecularbewegung in den constituirenden Theilchen dennoch als Resultante von einem gewissen Temperaturgrade ab eine Verlangsamung des Wachsens eintritt, ist noch nicht erklärt.

B. Einfluss des Lichtes.

§ 29. Die von der Sonne oder einer anderen Lichtquelle ausgehenden Strahlen beeinflussen den Organismus nicht nur in so weit, als sie Wärmebewegung erzeugen, sondern auch noch durch spezifische andere Wirkungen. Da solche hinsichtlich des Wachsens vorwiegend durch die für unser Auge wahrnehmbaren und durch die ultravioletten Strahlen veranlasst werden, so wird trotz constanter Temperatur das Wachsthum einer Pflanze modificirt, je nachdem sich diese im Dunkeln (in den ultrarothen Strahlen) oder am Licht befindet. Diesen Gegensatz von Dunkel und Hell fassen wir zunächst ins Auge, um erst späterhin die ungleiche Bedeutung der Strahlen verschiedener Brechbarkeit zu beleuchten.

Die im Wachsthum zum Ausdruck kommenden Erfolge fallen aber theilweise wesentlich verschieden aus, je nachdem das Licht dauernd oder nur zeitweise entzogen und je nachdem eine allseitige oder einseitige Beleuchtung wirksam ist. Manche Pflanzen wachsen im Dunkeln überhaupt nicht oder nur wenig, Beleuchtung ist hier eben nöthig, um den wachsthumsfähigen und reac-

tionsfähigen Zustand, den Phototonus, herzustellen, in dem die Pflanze in der für sie spezifischen Weise auf äussere Eingriffe, also auch auf Differenzen der Beleuchtung reagirt. In diesem Falle ist es ja einleuchtend, dass schon der allmählich eintretenden Dunkelstarre halber eine lang dauernde Lichtentziehung einen anderen Erfolg hat, als eine vorübergehende Verdunklung.

Aber auch bei den in dauernder Finsterniss wachsenden Pflanzen machen sich sehr gewöhnlich abnorme Gestaltungen des Ganzen oder einzelner Theile bemerklich, die, eben weil sie an den abwechselnd beleuchteten und verdunkelten Pflanzen fehlen, anzeigen, dass mit dem gänzlichen Fehlen des Lichtes besondere Vorgänge veranlasst werden. Diese gesellen sich offenbar den Erfolgen zu, welche bei Verdunklung zunächst erzielt werden, und aus diesen und den allmählich sich einstellenden anderen Wirkungen ergibt sich als Resultante das durch dauernde Lichtentziehung endlich erhaltene Resultat. Zum Theil hängen die wirksamen Factoren sicher nur indirect mit dem Licht zusammen, indem mit dessen Entziehung ja auch anderweitige Functionen und erst durch diese wieder die Wachsthumsvorgänge beeinflusst werden. Dass u. a. in solchem Sinne der Mangel an Nährstoffen da, wo solche durch Licht producirt werden, zur Geltung kommt, ist einleuchtend, sicher spielen aber auch noch andere indirecte Beziehungen mit, mögen diese nun von Stoffwechselprozessen oder anderen, im Dunkeln modificirten Vorgängen abhängen. Manche, aber nicht alle Pilze, deren Nahrungsgewinn unabhängig von Beleuchtung ist, vermögen ihre ganze Entwicklung im Dunkeln zu durchlaufen, und wenn sie hierbei nur in quantitativer Beziehung, durch eine gewisse Ueberverlängerung, von den im Beleuchtungswechsel erzogenen Pflanzen abweichen, so dürfte, wenigstens in hervorragender Weise, nur der Erfolg der Lichtentziehung zur Geltung kommen, welcher sich allgemein bei Verdunklung zuvor beleuchteter Pflanzen in einer Beschleunigung des Wachsens bemerklich macht. Eine solche Beziehung mag überhaupt für alle Pflanzen bestehen, die, so lange Nährstoffmangel keine Grenze setzt, im Dunkeln wachsen und hierbei ein Zuwachselement auf ansehnlichere Länge als im Licht bringen, doch ist selbstverständlich nebenbei immer die Mitwirkung anderer, das Wachsthum beeinflussender Factoren möglich.

So weit die derzeitigen Erfahrungen reichen, wird allgemein in einer phototonischen Pflanze durch Verdunklung eine Beschleunigung, durch allseitige Erhellung eine Verlangsamung der Zuwachsbewegung veranlasst. Dass indess die Pflanzen auf Licht nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden reagiren, geht aus der gerade entgegengesetzten Krümmung hervor, welche an verschiedenen Pflanzen einseitige Beleuchtung im positiven, resp. negativen Heliotropismus erzeugt. Es handelt sich aber hier um einen besonderen Erfolg einseitiger Beleuchtung, da positiv und negativ heliotropische Pflanzen durch allseitige Helligkeitsabnahme in gleichsinniger Weise beeinflusst werden. Weil nun der Heliotropismus in einem folgenden Kapitel Behandlung findet, wird auf denselben, also auf den Erfolg einseitiger Beleuchtung, hier keine Rücksicht genommen. Ebenso gehen wir hier nicht speziell auf Bewegungen ein, die durch Anisotropie antagonistischer Gewebe zu Stande kommen. Als Mittel von Bewegungsvorgängen und Stellungsänderungen von Organen sind diese Fälle in Kap. VI und VII behandelt.

Einfluss von Beleuchtungswechsel.

§ 30. Nach den bisherigen Erfahrungen wachsen im Phototonus befindliche Pflanzen im Dunkeln schneller, als bei allseitiger Beleuchtung, die umgekehrt eine Hemmung des Wachsthums in den zuvor dunkel gehaltenen Pflanzen erzielt, welche natürlich gemäss der spezifischen Reactionsfähigkeit grösser oder kleiner ausfällt. Ein solches Verhalten bieten sowohl die bei dauernder Verfinsterung sich überverlängernden, als die unter solchen Umständen nicht wachsenden Pflanzentheile. Denn auch solche, wie z. B. Blätter, wachsen nach Verdunklung zunächst schneller, können indess im Finstern nach einigen Tagen ihr Wachsthum einstellen, welches aber mit erneuter Beleuchtung durch Wiederherstellung des phototonischen Zustandes zurückkehrt[1]. Ebenso wird das Wachsthum positiv und negativ heliotropischer Organe in gleichem Sinne beeinflusst, obgleich bei einseitiger Beleuchtung im ersten Falle die dem Licht zugewandte, im zweiten Falle die von diesem abgewandte Seite beschleunigt wächst. Die unten mitgetheilten Thatsachen lehren ferner, dass diese Beeinflussung durch Beleuchtungswechsel in gleicher Weise für höhere und für niedere Pflanzen, auch für einzellige Organismen gilt, ebenso für Organe, die, wie die im Boden lebenden Wurzeln, normalerweise von nur schwachem Licht getroffen werden. Auf diesem Wechsel der Zuwachsbewegung mit der Beleuchtung beruht auch, wie früher auseinandergesetzt wurde, die bei Constanz anderer Bedingungen erzielte Periodicität des Wachsens (II, § 24).

Mit steigender Intensität der Beleuchtung wird endlich ein Stillstand des Wachsthums erzielt. Wiesner[2] hat diese Thatsache bei Verwendung von Gaslicht oder Sonnenlicht für verschiedene Keimpflanzen constatirt, und auf eine allgemeine Gültigkeit ist auch aus den Beobachtungen Pringsheim's[3] zu schliessen, nach denen concentrirtes Sonnenlicht (nicht durch Erwärmung) die Tödtung von Pflanzenzellen herbeiführt. Beim Operiren mit einer Gasflamme, deren Leuchtkraft 6,5 Walrathkerzen äquivalent war, fand Wiesner das Wachsthum sistirt, nachdem folgende Keimpflanzen der Flamme genähert waren: Lepidium sativum bis 2,5 cm (bei 5 cm fand Wachsthum statt), Vicia sativa 7,5 cm (bei 9 cm war Längenwachsthum bemerklich), Vicia faba 7 cm (bei 7,5 cm Wachsthum bemerklich). Voraussichtlich werden andere Pflanzen erst bei stärkerer Beleuchtung ihr Wachsthum einstellen, und auch darin zeigen sich spezifische Differenzen, dass die Lichtintensität, in welcher noch Heliotropismus eintritt, entweder grösser oder kleiner als jene Lichtstärke ist, bei welcher das Wachsthum erlischt. Auch in directem Sonnenlicht hat Wiesner für Wickenkeimlinge den Stillstand des Wachsens festgestellt, doch machen die Versuche den Eindruck, als ob es zu diesem Ziele der vollen Wirkung der Sonne, also einer relativ höheren Lichtintensität bedurfte. Nähere Bestimmungen, in wie weit in

---

1) Vgl. G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 228.

2) Ueber die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche 1878, I, p. 37, u. 1880, II, p. 13. Separatabz. aus d. Denkschrift. d. Wien. Akad., Bd. 39 u. 43.

3) Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in d. Pflanze 1879, p. 6. Separatabz. aus d. Monatsb. d. Berlin. Akad. 5. Juli 1879.

dieser Hinsicht etwa Gaslicht und Sonnenlicht Differenzen bieten, sind von dem genannten Forscher nicht angestellt.

Nach Wiesner's[1]) Versuchen mit Keimlingen von Helianthus annuus und Lepidium sativum würde, von einer das Wachsthum sistirenden Beleuchtung ab gerechnet, die Curve der Zuwachsbewegung zunächst bis zu einem mässig prononcirten, übrigens in noch sehr starker Beleuchtung erreichten Maximum steigen, darauf etwas der Abscissenachse sich wieder nähern, um weiterhin dauernd bis zum Aufhören der Beleuchtung sich zu erheben. Jedenfalls ist es sehr fraglich, ob die das Verhältniss zwischen Lichtintensität und Zuwachsbewegung ausdrückende Curve für alle Pflanzen ein secundäres Maximum bietet, und dieses ist auch bei den obengenannten Pflanzen keineswegs sehr hervortretend. Im Allgemeinen wird man also von einer mit der abnehmenden Lichtintensität zunehmenden Wachsthumsschnelligkeit sprechen können.

Mit Rücksicht auf phototonische Pflanzen ist die ausgiebigste Zuwachsbewegung, das Optimum, mit dem Ausschluss des Lichtes erreicht, ein zum Wachsen nothwendiges Lichtminimum gibt es nicht. Für die im Dunkeln nicht oder nur unvollkommen wachsenden Pflanzen ist zur Herstellung des phototonischen Zustandes eine gewisse minimale Beleuchtung nöthig, ohne die eben Wachsthum in solchen Pflanzen nicht eintritt, sondern ein wachsthumsunfähiger Starrezustand sich erhält. Wird das Wachsthum solcher Pflanzen und Pflanzentheile bei constanter, aber verschiedener Beleuchtung verglichen, so muss für eine gewisse Lichtintensität naturgemäss eine grösste Zuwachsbewegung, ein Optimum, herauskommen, da mit steigender Intensität endlich das Wachsthum abnimmt und ganz sistirt wird. Ein Optimum dieser Art macht sich auch für die im Dunkeln nicht oder nur unvollkommen wachsenden Organe dadurch bemerklich, dass als endlicher Erfolg eine maximale Grösse bei einer gewissen Beleuchtung erreicht wird. So fand Sachs[2]) die Blätter von Phaseolus, Batalin von Tropaeolum majus[3]) bei mässiger Beleuchtung am grössten, und in der Natur ist nicht selten zu sehen, z. B. am Epheu, dass die nur mässig beleuchteten Blätter die anderen an Grösse übertreffen. Ist aber das Wachsthum im Dunkeln nicht gehemmt, so erreichen die bezüglichen Pflanzentheile, wie noch im folgenden Paragraphen mitzutheilen ist, bei völligem Lichtabschluss die ansehnlichsten Dimensionen.

Es gibt also wohl Pflanzen, deren Wachsthum im Dunkeln, keine aber, deren Wachsthum bei mässiger Beleuchtung stille steht, und auch die normal im Dunkeln gedeihenden Pflanzentheile vermögen am Licht recht wohl zu wachsen. Da aber unter den natürlichen Verhältnissen manche wachsende Theile nur mässige Beleuchtung erhalten und täglich Beleuchtung und Verfinsterung abwechseln (abgesehen von dem hochnordischen Sommer), so tritt die Frage heran, ob und in wie weit diese Umstände bedeutungsvoll für die Pflanzen sind.

Thatsächlich hängt die tägliche periodische Schwankung der Zuwachsbewegung (II, § 24), und ebenso die täglichen Bewegungen von Blüthen- und Laubblättern (II, § 58), von dem Beleuchtungswechsel ab, der, wenn er auch Bedeutung unter den bestehenden Verhältnissen hat, doch keine Existenzbedin-

---

1) L. c., 1880, II, p. 13.
2) Experimentalphysiol. 1865, p. 33. 3) Bot. Ztg. 1871, p. 681.

gung für die Pflanze ist. So ist es auch mit den vermuthlich als Folge beschleunigten Wachsens in der Nacht sich einstellenden Zelltheilungen von Spirogyra, die in continuirlicher Beleuchtung im Licht fortdauern [1]). Gewiss würde unter solchen Umständen auch Coprinus lagopus sich entwickeln, dessen Hutstiel nach Brefeld [2]) erst nach 6 Uhr Abends seine schnelle Streckung zu beginnen pflegt. Thatsächlich ist aber zumeist der höheren Temperatur halber die Zuwachsbewegung am Tage ausgiebiger als in der Nacht (vgl. II, § 24), und eine allgemeine Tendenz, die Stoffbildungsthätigkeit dominirend auf den Tag, die Wachsthumsthätigkeit wesentlich in die Nacht zu legen, besteht demnach nicht [3]). Sind aber viele jugendliche Gewebe, wie der Vegetationspunct mit den jungen Blättern, das Cambium u. s. w., von schützenden Hüllen umgeben, so mag dieses in erster Linie wohl Bedeutung als Schutz gegen Austrocknen und mechanische Beschädigung haben. Die Dämpfung des Lichtes wird freilich zugleich für die Zuwachsbewegung im Allgemeinen begünstigend sein.

Dagegen ist Dunkelheit für Neubildung von Wurzeln in manchen Fällen entschieden förderlich, beeinflusst aber das Auswachsen der einmal angelegten Organe augenscheinlich nicht in erheblichem Grade. Schon Sachs [4]) hat diese die Wurzelbildung begünstigende Wirkung der Dunkelheit insbesondere an Cactus speciosus, ferner an oberirdischen vergeilten Stengeltheilen von Phaseolus, Vicia faba, Helianthus tuberosus kennen gelernt. Vöchting [5]) hat Gleiches für Zweige von Salix und namentlich an Lepismium radicans beobachtet, das in dieser Hinsicht sehr empfindlich ist und am Lichte stets nur auf der schwächst beleuchteten Seite Wurzeln producirt [6]). Aber auch an diesem Objecte fand Vöchting das Auswachsen der angelegten Wurzeln durch Licht nicht gehemmt, und bei Heterocentron diversifolium (l. c., p. 195) scheinen die Wurzelanlagen im Dunkeln wie im Licht sich gleich leicht zu bilden. Ueberhaupt wirkt Verdunklung, wie schon Sachs hervorhob, nicht allgemein begünstigend auf Bildung von Wurzeln, und Nebenwurzeln entstehen auch reichlich an den in Wassercultur gehaltenen beleuchteten Wurzeln. Doch bildeten nach Nobbe [7]) Erbsenpflanzen weniger Nebenwurzeln in den dem Licht ausgesetzten, als in den verdunkelten Wasserculturgefässen, während die Gesammtlänge der Wurzeln

---

1) Nach Famintzin (Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 40) schreiten die Zelltheilungen von Spirogyra bei künstlicher Beleuchtung dauernd fort. Da nach diesem Autor normalerweise ein guter Theil der Tags gebildeten Stärke während der Nacht verbraucht wird, so ist hier ein gewisser zeitlicher Wechsel zwischen Stoffbildung und Zelltheilung gegeben. — Strasburger (Zellbildung u. Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 171) konnte die Zelltheilungen auf den Tag verlegen, indem er Spirogyra Nachts unter 5° C. abkühlte.

2) Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 32. — Ueber Ausschwärmen von Zoosporen u. s. w. vgl. Kap. VIII.

3) Vgl. Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage, p. 1, u. Experimentalphysiol. 1865, p. 30.

4) L. c., p. 6. Für Tropaeolum vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. 2, p. 486.

5) Ueber Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 148 u. 152. — Auch de Candolle hat schon auf Begünstigung d. Wurzelbildung durch Dunkelheit hingewiesen, Annal. d. scienc. naturell. 1826, Bd. 7, p. 12, u. Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 341.

6) Dahin gehört auch die Rhizoidbildung an Prothallien von Farnkräutern, vgl. II, § 40.

7) Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 80.

für das beleuchtete Wurzelsystem ansehnlicher ausfiel[1]. Bei solcher und ähnlicher Begünstigung durch Dunkelheit wird wohl auch in der Natur Entziehung des Lichtes begünstigend oder entscheidend für Zeit und Ort der Entstehung wirken.

Voraussichtlich ist in obigen und anderen Fällen das Ausmaass der Beleuchtung entscheidend, der Act des Beleuchtungswechsels aber von geringer Bedeutung. Freilich sind in dieser Hinsicht noch keine besonderen Untersuchungen gemacht, und in einigen der oben genannten Fälle könnte auch der Beleuchtungswechsel als solcher ein mitspielender Factor sein. Sicher ist dieses bei den tägliche periodische Bewegungen ausführenden Blättern der Fall (vgl. II, § 58).

Die Zeit, innerhalb welcher eine Pflanze in Folge eines Beleuchtungswechsels eine Aenderung der Wachsthumsschnelligkeit bemerklich werden lässt, resp. die den neugeschaffenen Verhältnissen entsprechende Zuwachsgeschwindigkeit erreicht, bietet sicher ziemlich weitgehende spezifische Differenzen, welche übrigens noch nicht nach allen Seiten kritisch untersucht sind. Sehr schnell reagirt offenbar Phycomyces nitens (Mucorineae), da dessen Wachsthumscurve nach Vines[2] mit jeder Beleuchtung eine Senkung, mit jeder Verdunklung eine Hebung der Wachsthumscurve erfährt, wenn in 1stündigen oder auch nur $^1/_2$-stündigen Intervallen die Beleuchtung gewechselt wird. Bei anderen Pflanzen kann aber sicher längere Zeit verstreichen, ehe ein Lichtwechsel im Wachsthum bemerklich wird, und bis zur Erreichung des endlichen maximalen Erfolges dürften wohl häufig einige Stunden, ja selbst mehr als 12 Stunden verstreichen. Es ist dieses aus der Lage von Maximum und Minimum der täglichen Wachsthumscurve zu vermuthen, wie im Näheren aus § 24 (Bd. 2) ersehen werden kann. Wenn eben das Maximum der Zuwachscurve bei den einen Pflanzen schon früh morgens, bei den anderen erst in Mittags- und selbst in Nachmittagsstunden erreicht wird, so ist dieses wesentlich eine Folge davon, dass nur langsam die durch Verdunklung erzielte Zuwachsbewegung auf ihre endliche Höhe steigt und dass Beleuchtung nur allmählich das Wachsthum retardirt. Diese allgemeinen Schlussfolgerungen lassen sich trotz der für die Lage von Maximum und Minimum wesentlich mitbestimmenden Nachwirkungsbewegungen ableiten, die übrigens selbst in ihrem Zeitmaass von der durch eine Verdunklung erzielten Zuwachscurve abhängig sind. Das in einer Pflanze aus inneren oder inducirten Ursachen angestrebte Wachsthum ist aber für den Erfolg eines Lichtwechsels, wie jeder modificirte Zustand einer Pflanze, mit entscheidend, und eine Verdunklung wird z. B. schneller eine Beschleunigung erzielen, wenn ohnedies die Wachsthumscurve im Steigen begriffen ist. Diesem Umstand ist in den bisherigen Versuchen gewöhnlich nicht die gebührende Rechnung getragen.

In einem von Vines[3] angestellten Experimente machte sich in einem bis dahin dunkel gehaltenen Blatt von Secale cereale der Erfolg einer um 11

---

1) Letzteres scheint nicht für alle Pflanzen zuzutreffen nach den Experimenten von Walz (Botan. Jahresb. 1875, p. 787) mit Phaseolus.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 137. Vgl. die unten mitgetheilten Zahlen.

3) L. c., p. 132.

Uhr Morgens vorgenommenen Erhellung schon in dem bis 12 Uhr erzielten Zuwachs geltend, als jetzt verdunkelt wurde, sank aber das Wachsthum noch zwischen 12 und 1 Uhr, um fernerhin wieder zu steigen. Ebenso geht aus Versuchen Reinke's[1]) soviel hervor, dass eine Verdunklung oder Erhellung bei manchen Pflanzen nach 1 Stunde und vielfach schon nach kürzerer Zeit eine merkliche Beschleunigung, resp. Verlangsamung des Wachsens erzielen kann. Sehr schnell reagiren die Blätter von Impatiens noli tangere auf Verdunklung, da schon nach 1—2 Minuten eine Senkung des Blattes bemerklich wird (vgl. II, § 58). Freilich bringt hier der Act des Beleuchtungswechsels eine Wachsthumsbeschleunigung hervor. Ebenso entspringen die heliotropischen Beugungen zwar besonderen Reizwirkungen einseitiger Beleuchtung, sie lehren indess gleichfalls, dass bei der einen Pflanze eine längere, bei der anderen Pflanze eine kürzere Zeit verstreicht, ehe eine Krümmung bemerklich wird[2]).

Wie es einiger Zeit bedarf, um durch Beleuchtungswechsel die Wachsthumsschnelligkeit zu verlangsamen oder zu beschleunigen, so hält auch der allmählich inducirte, für den Erfolg maassgebende Zustand einige Zeit an, wenn auch die äussere Ursache aufhörte zu wirken. Das zeigt das trotz der Erhellung am Morgen noch zunehmende Wachsthum und ebenso der vorhin erwähnte Versuch von Vines, in welchem die durch Erhellung erzielte Verlangsamung des Wachsens noch fortschritt, als die eine Stunde dem Licht exponirte Pflanze wieder im Dunkeln sich befand. Aehnliches kann man beobachten, wenn durch eine vorübergehende Verdunklung eine Bewegung in Blattorgane inducirt wird, und ebenso bieten die heliotropischen und geotropischen Krümmungen Nachwirkungen dieser Art (vgl. Kap. VII). Ja noch ehe eine äusserlich sichtbar werdende Krümmung erfolgt, ist, wie Wiesner zeigte, durch einseitige Beleuchtung ein innerer Zustand inducirt, der eine gewisse heliotropische Beugung im Dunkeln zur Folge hat. Analoges dürfte wohl auch hinsichtlich der geradlinig fortschreitenden Zuwachsbewegung zu Stande kommen, bei der diese Induction noch nicht direct nachgewiesen wurde. Uebrigens kommt Aehnliches auch in chemischen Reactionen vor, da nach den Untersuchungen von Bunsen und Roscoe die Vereinigung von Chlor und Wasserstoff erst einige Zeit nach der Einwirkung des Lichtes beginnt, darauf aber im Dunkeln noch einige Zeit fortdauert, ein Phänomen, das von den genannten Forschern photochemische Induction genannt wurde. Hieran anschliessend, hat Wiesner das bezügliche Verhalten der Pflanzen als photomechanische Induction bezeichnet.

Durch eine Verdunklung wird aber die Zuwachsbewegung nicht auf ein stabil bleibendes Maximum getrieben, sondern ein Auf- und Abwogen der im Mittel ansehnlicher bleibenden Wachsthumsschnelligkeit erzielt, wie dieses schon in § 24 (Bd. II) besprochen ist. Diese mit allmählich nachlassender Amplitude fortdauernden Schwingungen kennzeichnen also in habitueller Hinsicht einen Erfolg, wie ihn ein Stoss an einem Pendel oder auch Wellenbildung in einer Wassermasse erzeugt. Wie bei Verdunklung (und umgekehrt bei Erhellung), scheint aber der vegetabilische Organismus überhaupt vielfach auf äussere Eingriffe mit Erfolgen zu antworten, die oscillirenden Wallungen der maassgebenden inneren Actionen entsprechen. Die unter constanten Aussenbedin-

1) Bot. Ztg. 1876, p. 139. 2) Vgl. Wiesner, l. c., 1878, I, p. 62.

gungen eintretenden Oscillationen in Wachsthums- und anderen Bewegungsvorgängen lehren zudem, dass schon im erblichen Entwicklungsgang des Organismus eine Neigung zu Wallungen in der inneren Thätigkeit begründet ist.

Handelt es sich aber um nur allmählich zu Stande kommende Inductionen, so muss zur Erzielung eines merklichen Erfolges das äussere Agens nothwendig gewisse Zeit wirken. Denn wenn z. B. auf nur momentane Beleuchtung immer längere Verdunklung folgt, wird in dieser Zeit der allenfalls durch Beleuchtung erzielte geringe Effect immer wieder ausgeglichen. Hinsichtlich des geradlinigen Längenwachsthums ist noch nicht näher untersucht, bei welcher verhältnissmässigen Dauer der Beleuchtungszeit eine merkliche Wachsthumshemmung eintritt. Für heliotropische Krümmung fand Wiesner[1]), dass ein günstiger Erfolg mit Kressenkeimlingen u. a. dann erzielt wird, wenn auf 2 Secunden Dunkelzeit jedesmal während 1 Secunde mit einer optimalen Lichtstärke beleuchtet wird. Kurze Beleuchtungszeiten genügen offenbar auch, um nennenswerthen Erfolg in den Blattbewegungen von Impatiens noli tangere zu erreichen. Denn wenn eine Dunkelpflanze nur 5 Minuten lang beleuchtet war, brachte schon eine Lichtentziehung eine merkliche Senkung der Blätter zu Wege[2]).

Soll der Einfluss von Licht auf Längenwachsthum gemessen werden, so sind heliotropische Krümmungen zu vermeiden. Dieses kann durch Oberlicht, Aufstellung von Spiegeln hinter der Pflanze, am besten aber erreicht werden, indem man die Pflanze langsam um die eigene Achse rotiren lässt, eine Methode, die fernerhin (II, § 64) Besprechung finden wird. Auf diese Weise hat auch Vines[3]) gearbeitet, der die Zuwachse mit Hülfe eines ähnlichen Apparates, wie Fig. 8, p. 85, maass. In den Versuchen mit Phycomyces nitens war dieser einzellige Pilz auf mit Zuckerlösung getränktem Brod cultivirt. Die Curve der in 24—30 Stunden vollendeten grossen Periode verläuft ziemlich gleichmässig, und die durch Beleuchtung erzielten Erfolge machen sich als eine Senkung bemerklich. Es zeigt dieses die Fig. 16, in welcher die je $^1/_2$stündige Beleuchtungszeit (10—10$^1/_2$ und 11$^1/_2$—12 Uhr Morgens) hell gehalten ist. Die Zahlen 0, 5, 10 u. s. w. geben die Zuwachse in Theilstrichen des Ocularmikrometers, die rechts stehenden Zahlen die Temperatur an, deren Gang durch die weniger stark ausgezogene Curve gekennzeichnet wird.

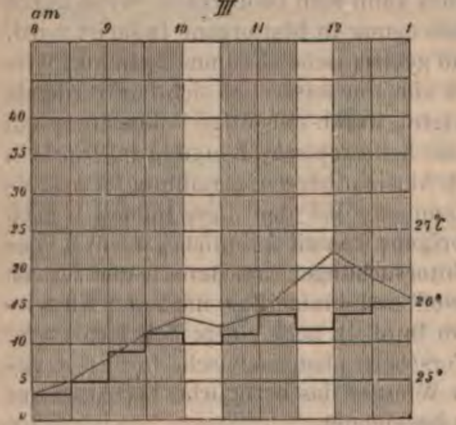


Fig. 16. Nach Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, Heft 1, p. 138, Fig. III.

Dass Stengel und Wurzeln, deren Wachsthum im Dunkeln nicht gehemmt wird, in Finsterniss schneller wachsen, als unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels, ergibt sich aus den von Strehl angestellten, auf p. 76 mitgetheilten Versuchen mit Lupinus albus. Zu gleichem Resultat führten einige Experimente v. Wolkoff's[4]) mit Wurzeln der Keimlinge von Pisum sativum und Vicia faba. So ergeben je 12 Keimwurzeln von Pisum in den aufeinanderfolgenden Tagen als Zuwachse:

---

1) L. c., 1880, II, p. 26.
2) Pfeffer, Die period. Bewegungen 1875, p. 58.
3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 138.
4) Mitgetheilt bei Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 808.

	Im Finstern	Im diffusen Licht
am 1. Tag	195 mm	161 mm
» 2. »	239 »	153 »
» 3. »	250 »	210 »
» 4. »	126 »	113 »
» 5. »	113 »	78 »
in 5 Tagen	923 mm	715 mm

Wie mit abnehmender Beleuchtung das Wachsthum ausgiebiger wird, zeigen für das hypocotyle Glied die von Morgen[1]) mit Keimpflanzen von Lepidium sativum angestellten Versuche, in denen die Pflanzen in verschiedener Distanz vom Fenster erzogen wurden. Bei diesen über längere Zeit ausgedehnten Versuchen war aber die in den schlechter beleuchteten Pflanzen geringere Production von Nährstoffen, die sich in dem erzielten Trockengewicht ausspricht, ein mitspielender Factor, der offenbar das Zurückbleiben der Wurzeln an den weniger beleuchteten Pflanzen erzielte. Die gesteigerte Verlängerung des hypocotylen Gliedes ist also um so mehr ein Beweis für das durch verminderte Beleuchtung beschleunigte Wachsen. Der folgende Versuch dauerte vom 7. Februar bis 8. März.

Standort der Pflanzen	Trockengewicht von 100 Pflanzen	Durchschnittliche Länge	
		des hypocotylen Gliedes	der Wurzel
	gr	cm	cm
Am Fenster	0,228	1,36	6,70
1 m vom Fenster	0,150	3,05	5,40
2 m vom Fenster	0,120	3,20	3,20
3 m vom Fenster	0,108	3,15	3,95
Halbdunkel	0,096	3,60	3,40

Die negativ heliotropischen Organe verhalten sich nach den vorliegenden Erfahrungen wie die positiv heliotropischen Pflanzentheile. Voraussichtlich gilt dieses auch für das hypocotyle Glied von Viscum album, das nach Wiesner[2]) in dauernder Finsterniss nicht wächst, weil Licht zur Herstellung des phototonischen Zustandes nöthig ist. Dagegen fand H. Müller[3]) für die negativ heliotropischen Wurzeln von Chlorophytum und Monstera Lennea beschleunigtes Wachsthum im Dunkeln, und Wiesner[4]) kam zu gleichem Resultat hinsichtlich der Luftwurzeln von Hartwegia comosa und der in Wasser cultivirten Wurzeln von Sinapis alba und Trifolium pratense. Nach diesem Forscher sind auch die Wurzeln von Pisum sativum und Vicia faba schwach negativ heliotropisch, deren beschleunigtes Wachsen im Dunkeln schon oben erwähnt wurde. Näher hat Francis Darwin[5]) den Erfolg einer Verdunklung an den in Wasser cultivirten, ansehnlich negativ heliotropischen Wurzeln von Sinapis alba untersucht, deren Krümmung dabei durch langsame Drehungen um die Achse verhindert wurde. In einem Versuche, in welchem 20 Wurzeln beleuchtet, 22 verdunkelt wurden, ergab sich als mittlerer Zuwachs in 6 Stunden 35 Minuten (12 Uhr

1) Bot. Ztg. 1877, p. 588 und Tabelle III a, Vers. Nr. III.

2) L. c., 1878, I, p. 43.

3) Flora 1876, p. 95. — Den von J. Schmitz (Linnaea 1843, Bd. 17, p. 513) für Rhizomorpha angegebenen negativen Heliotropismus konnte Brefeld (Unters. über Schimmelpilze 1877, Bd. III, p. 171) nicht beobachten. Uebrigens vermuthet Schmitz selbst, dass das von ihm in manchen Fällen beobachtete, am Tage ansehnlichere Wachsen von Rhizomorpha durch höhere Temperatur veranlasst worden sei.

4) L. c., 1880, II, p. 17.

5) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. 1, p. 521.

Mittags bis 6 Uhr 35 Minuten Abends) für je eine der beleuchteten Wurzeln 4,3 mm, der verdunkelten Wurzeln 7,0 mm. Aus den vergleichenden Messungen von 104 im Licht und 103 im Finstern gewachsenen Wurzeln stellen sich mittlere Zuwachse von 3,82 mm, resp. 6,26 mm heraus. Wie in diesen mit Maassstab vorgenommenen Messungen bewirkte die Verdunklung auch eine Beschleunigung in Versuchen, in denen die Zuwachsbewegung einer einzelnen Wurzel mit Hülfe eines Mikroskopes (ähnlich dem Apparate Fig. 8) bestimmt wurde. Aus einem bei ziemlich constanter Temperatur (20,15° C. bis 21,0° C.) ausgeführten Versuche (l. c., Exp. 4, p. 526) wurde bei Beleuchtung zwischen 8 Uhr 38 Min. und 12 Uhr 8 Min. Morgens ein mittlerer stündlicher Zuwachs von 0,514 mm gefunden, der in Folge einer Verdunklung zwischen 12 Uhr 8 Min. und 5 Uhr 25 Min. Nachmittags auf 0,992 mm stieg. Nachdem nun beleuchtet war, ergab dieselbe Wurzel zwischen 6 Uhr 40 Min. und 8 Uhr 25 Min. Abends pro Stunde einen Zuwachs von 0,583 mm.

Weitere Belege für Hemmung des Wachsens durch Beleuchtung finden sich in den anderen in diesem Paragraphen erwähnten Arbeiten. Erwähnt sei hier noch, dass Strasburger[1]) an den in 3procentiger Zuckerlösung wachsenden Pollenschläuchen von Gloxinia hybrida eine Verlangsamung des Wachsthums durch Licht beobachtete.

Einfluss anhaltender Verdunklung.

§ 31. Dauernde Verfinsterung hat auf Wachsthum und Gestaltung der Pflanzen spezifische und theilweise sogar an verschiedenen Organen derselben Pflanze gerade entgegengesetzte Wirkungen. Solche Gegensätze bieten sowohl chlorophyllführende, als auch chlorophyllfreie Pflanzen, wie denn überhaupt nicht Nährstoffmangel die nächste Ursache dieser Differenzen ist. Während manche Pflanzen und Pflanzenglieder sich im Dunkeln ähnlich wie im Licht ausbilden, erreichen andere mehr oder weniger abweichende Gestaltung, indem sie in Folge kümmerlichen Wachsthums kleiner, zuweilen ganz winzig bleiben, oder indem sie durch ausgiebiges Wachsthum grösser als die im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Objecte ausfallen. Die Unterschiede entstehen also dadurch, dass bei dauernder Lichtentziehung das Wachsthum entweder gehemmt oder wenigstens in einer Richtung gefördert wird. Dieses kommt sowohl zu Wege, wenn phototonische Pflanzen in Finsterniss versetzt werden, als auch dann, wenn Sporen, Samen oder andere Fortpflanzungsorgane von der Aussaat ab im Dunkeln gehalten werden. Im letzteren Falle wird an manchen Objecten überhaupt kein Wachsthum eingeleitet, während bei Uebertragung phototonischer Pflanzen ins Dunkle ein Wachsthumsstillstand jedenfalls erst nach einiger Zeit, wohl gewöhnlich erst nach einigen Tagen erreicht wird (vgl. p. 131).

Eine ausgedehnte Aufzählung aller einzelnen Fälle kann hier nicht gegeben werden, vielmehr müssen wir uns auf allgemeine Andeutungen beschränken. Die als Etiolement oder Vergeilung bezeichnete abnorme Gestaltung macht sich bei beblätterten chlorophyllführenden Pflanzen, abgesehen von dem Mangel der grünen Farbe, bekanntlich häufig darin bemerklich, dass die Internodien relativ lang werden, die Laubblätter dagegen kleiner, zuweilen winzig bleiben. Von den in Kellern gebildeten Trieben der Kartoffel, im Dunkeln entwickelten Keimlingen ist diese Gestaltung ja allgemein bekannt. Die ansehnliche Streckung der Internodien zeigt auch Fig. 17, in welcher Keimpflanzen

1) Befruchtung und Zelltheilung 1877, p. 23.

von Pisum sativum von ungefähr gleicher Entwicklungsstufe in natürlicher Grösse dargestellt sind. Bei der am Tageslicht erzogenen Pflanze *A* sind das epicotyle Glied (*c*—*1*), sowie die folgenden Internodien viel kürzer, als bei der im Dunkeln cultivirten Pflanze *B*, dagegen tritt in der Grösse der ersten kleinen Blätter *1* und *2* eine erhebliche Differenz zwischen Licht- und Dunkelpflanzen nicht hervor.

Während bei gewissen Pflanzen, wie bei Kartoffel, Wicke, die etiolirten Internodien relativ noch länger als bei der Erbse werden, machen sich u. a. an Hopfenstengeln, den Frühjahrstrieben von Dioscorea Batatas, an den unteren Internodien der Sprosse von Bryonia dioica nur geringe Längenunterschiede im Licht und im Dunkeln bemerklich. Dasselbe gilt von dem hypocotylen Glied von Pisum, Tropaeolum majus, Aesculus hippocastanum, überhaupt aller der Keimlinge, deren Cotyledonen eben der geringen Streckung des hypocotylen Gliedes halber im Boden stecken bleiben, während dieses, wie die übrigen Internodien, im Dunkeln länger wird bei den ihre Samenlappen über den Boden erhebenden Pflanzen[1]). Bei Cactus speciosus hat sogar Sachs im Dunkeln kürzer bleibende Internodien beobachtet.



Fig. 17.

Aber nicht alle Laubblätter erlangen im Dunkeln nur geringe Grösse. So fallen viele langgestreckte Blätter der Monocotylen im Dunkeln länger[2]), aber schmäler aus, und Beta vulgaris liefert u. a. ein Beispiel eines breiten, bei Etiolement erhebliche Grösse erreichenden Blattes. Die Ueberverlängerung der meist längere Zeit an der Basis intercalar wachsenden Blätter ist übrigens zweckentsprechend, um diese auch dann über den Boden zu erheben, wenn eine Zwiebel reichlich tief in den Boden gepflanzt ist, oder um sie aus umhüllenden und verdunkelnden Blattscheiden um so sicherer hervorzutreiben. Dem entsprechend bleiben nach Sachs (l. c., p. 11) insbesondere solche Blätter im Dunkeln klein, die naturgemäss frühzeitig aus der Knospenlage treten. Rauwenhoff's[3]) Ausspruch, dass wesentlich solche

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage, p. 13 ff.
2) Ausnahmen siehe bei Walz, Botan. Jahresb. 1875, p. 787.
3) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 311.

Blätter im Dunkeln in geringem Grade sich entwickeln, deren Oberseite und Unterseite im anatomischen Bau wesentlich differiren, ist mit Rücksicht auf langgestreckte Blätter wohl kaum zu verallgemeinern. Uebrigens etioliren Blattstiel und Blattspreite in spezifisch verschiedenem Maasse.

Mit einer Ueberverlängerung etiolirender Internodien muss nicht nothwendig der Querdurchmesser immer abnehmen. Freilich kommt solches auch bei Internodien häufiger vor, doch wird u. a. bei Lupinus termis das etiolirende hypocotyle Glied wesentlich dicker[1].

Wenn bei den im Dunkeln cultivirten Pflanzen die Wurzeln öfters nicht länger oder sogar kürzer als am Licht ausfielen[2], so wird dieses wohl die Folge von Nährstoffmangel oder irgend welcher anderer Wirkungen sein, da ja Wurzeln thatsächlich im Dunkeln schneller wachsen (vgl. p. 137). Eine nur wenig oder nicht abweichende Gestaltung erreichen im Dunkeln vielfach die Blüthen, welche zudem unter diesen Umständen ihre Farben, so weit sie nicht vom Chlorophyll abhängen, sehr gewöhnlich so gut wie am Licht ausbilden (I, § 61).

Spezifische Unterschiede analoger Art bieten gleichfalls die Cryptogamen, insbesondere auch die nie chlorophyllführenden Pilze. Eine mehr oder weniger ansehnliche Ueberverlängerung erfahren u. a. der einzellige Pilobolus microsporus[3] und Phycomyces nitens[4]. Dasselbe trifft zu für den Hutstiel von Coprinus stercorarius, während derselbe im Dunkeln kleiner bleibt bei Coprinus ephemerus[5]. Letzterer bildet im Finstern den Hut nicht aus, der bei Coprinus stercorarius ohne Licht, allerdings nur bei einer 15° C. überschreitenden Temperatur entstehen kann (dieses Buch p. 124), Stiel und Hut von Coprinus ephemerus haben noch die interessante Eigenschaft, bei verlängertem Aufenthalt im Dunkeln schlaff, bei zeitiger Einwirkung von Licht aber wieder in den straffen turgescenten Zustand übergeführt zu werden. Zur Ausbildung der Sporangien bedarf der schon erwähnte Pilobolus microsporus der Beleuchtung. Die aus den Sclerotien von Peziza Fuckeliana hervorsprossenden Pilze stellen nach Winter[6] im Dunkeln ihr Wachsthum ein. Auf manche andere Pilze hat das Licht keinen hervorstechenden Einfluss, jedenfalls aber vermögen nicht alle Pilze im Dunkeln ihre ganze Entwicklung zu durchlaufen, wie übrigens auch schon E. Fries[7] bemerkte[8].

Um Keimung einzuleiten, bedürfen nach Borodin[9] und Anderen jedenfalls

---

1) G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 232. Vgl. ferner Rauwenhoff, l. c., p. 319. Die Annahme von C. Kraus (Ueber einige Beziehungen d. Lichtes zur Stoff- und Formbildung 1878, p. 8, Separatabz. aus Wollny's Forschungen auf d. Gebiete der Agrikulturphysik, Bd. 2), bei Ueberverlängerung müsse immer der Durchmesser abnehmen, ist somit irrig.

2) Lit. vgl. Nobbe u. Walz, p. 133 dieses Buches. Ferner Famintzin, Bot. Ztg. 1873, p. 366; Strehl, Unters. über Längenwachsthum 1874, p. 24; Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 91.

3) Ueber die Bedeutung d. Lichtes für die Entwicklung d. Pilze, Bot. Ztg. 1877, p. 402.

4) Vines, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 134.

5) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 87, 108, 114.

6) Bot. Ztg. 1874, p. 1. 7) System. orbis vegetab. 1825, I, p. 42.

8) Anderweitige Angaben über Pilze u. a. bei J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 475; Sorokin, Bot. Jahresb. 1874, p. 214; G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 506; Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 30; Schulzer v. Müggenburg, Flora 1878, p. 120.

9) Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1868, Bd. 13, p. 432. Ferner P. Schmidt, Ueber

viele Farrensporen des Lichtes. Die Sporen von Equisetum keimen dagegen nach Sadebeck[1]) auch im Dunkeln, obgleich das Prothallium ohne Licht nicht gedeihen kann. Ohne Licht keimen aber wieder nicht nach Borodin (l. c., p. 438) die Sporen von Polytrichum commune und nach Leitgeb[2]) die von Duvallia und Preissia. Auch die Brutknospen von Marchantia polymorpha entwickeln sich im Dunkeln nicht weiter[3]). Auf Keimung der Pilzsporen scheint dagegen nach H. Hoffmann[4]) Licht keinen merklichen Einfluss zu üben. Von phanerogamischen Samen ist bisher nur für Viscum die Nothwendigkeit einer genügenden Beleuchtung zur beginnenden Entwicklung bekannt[5]). Natürlich bedarf es spezifisch differenter Helligkeitsgrade, und für Lebermoose reicht nach Leitgeb[6]) eine schwache, zur Keimung der Sporen genügende Beleuchtung nicht aus, um die Entstehung der Keimscheibe am Keimschlauche zu erzielen.

In anatomischer Hinsicht pflegen in den im Dunkeln erwachsenen Pflanzentheilen, mögen sie nun grösser oder kleiner als die Lichtpflanzen ausfallen, die Wandungen der Festigungselemente in geringerem Grade verdickt zu sein[7]). Es macht sich dieses schon durch geringere Festigkeit der etiolirten Pflanzen bemerklich und tritt bei anatomischer Untersuchung sofort in bemerklicher Weise hervor. Aus den näheren Untersuchungen von G. Kraus[8]), Batalin[9]), Rauwenhoff[10]) ergeben sich auch in dieser Hinsicht wieder spezifische Verschiedenheiten der Pflanzen, welche im Näheren in den citirten Arbeiten nachzusehen sind. Während in manchen Pflanzentheilen sogar die Zahl der Gefässbündel in den Dunkelpflanzen vermindert ist, haben in anderen nur die in gleicher oder in geringerer Zahl vorhandenen Elementarorgane weniger verdickte Wandungen. Zuweilen tritt dieses an bestimmten Geweben auffallender hervor, als an anderen, und so unterbleibt in manchen Dicotylen die Wandverdickung in höhe-

---

einige Wirkungen d. Lichtes auf Pflanzen 1870, p. 20; Kny, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 4; G. Beck, Bot. Ztg. 1878, p. 780. Ausnahmen noch A. Schelting, Botan. Jahresb. 1875, p. 328.

1) Bot. Ztg. 1877, p. 44. Ueber Etiolement von Farrenprothallien vgl. Prantl, Bot. Ztg. 1879, p 701.

2) Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht 1876, p. 3. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 74, Abth. I.

3) Borodin, l. c. Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 80.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321. Nach de Bary keimen die Sporen von Peronospora manocarpa besser und rascher im Finstern, Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV sér., Bd. 20, p. 37.

5) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1878, I, p. 42. — Die Lit. über den Einfluss des Lichtes auf Keimung anderer Samen ist reich an Widersprüchen. Vgl. Nobbe, Samenkunde 1876, p. 239; Hunt, Bot. Ztg. 1851, p. 307; R. Hoffmann, Jahresb. d. Agrikulturchemie 1864, Bd. 8, p. 108.

6) L. c., p. 5.

7) Auf die geringere Verholzung der Elementarorgane von Dunkelpflanzen wurde schon von de Candolle hingewiesen (Physiol. végét. 1832, Bd. 3, p. 1076).

8) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 209.

9) Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1871, Bd. 15, p. 21.

10) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 267. — Auf die grössere Weichheit etiolirter Pflanzen machte schon Hales (Statik 1748, p. 188) aufmerksam. Knight (Philosoph. transact. 1801, II, p. 348) zeigte, dass von Erde entblösste Wurzeln festeres Holz bilden. Dass das Lagern des Getreides eine Folge der geringeren Tragfähigkeit etiolirter Stengeltheile ist, wurde schon I, § 52 mitgetheilt.

rem Grade in den Collenchymzellen, als in den dickwandigen Elementen der Gefässbündel. Weiter pflegt an den etiolirten Blättern das Schwammparenchym hinsichtlich seiner Gestaltung in höherem Grade von den am Licht erwachsenen Blättern abzuweichen, als das Pallisadenparenchym [1]. Auch werden manche Stengel und Blätter im Dunkeln oder am Licht hohl, während andere in dieser Hinsicht keine Differenz ergeben [2].

In den sich überverlängernden Internodien, Blättern, Blüthentheilen sind die Zellen (indess nicht alle) gewöhnlich länger, als in den Lichtpflanzen, doch pflegt mit dem gesteigerten Wachsthum auch die Zellenzahl in longitudinaler Richtung vermehrt zu werden [3]. Mit dem Wachsthum wird auch die Zelltheilung beschränkt, doch unterbleibt diese nicht ganz in den Blättern, welche ein gewisses Wachsthum im Dunkeln ausführen [4].

Ist das Licht nicht gänzlich ausgeschlossen, so fallen die sich überverlängernden Organe im Allgemeinen um so kürzer aus, je intensiver die sie treffende Beleuchtung ist. Dagegen wird das Wachsthum der im Dunkeln klein bleibenden Organe bei Beleuchtung ausgiebiger, und dem entsprechend wird eine maximale Grösse bei einer gewissen Beleuchtung erreicht. Die Erklärung für diese Thatsachen ist schon im vorigen Paragraphen gegeben (vgl. ebenda die Tabelle auf p. 137).

Die Wirkungen der gänzlichen oder partiellen Lichtentziehung sind zunächst nur locale, d. h. machen sich zunächst nur an den verdunkelten Pflanzentheilen bemerklich. Schon Senebier [5], der Blätter partiell durch Umlegung von Staniol verdunkelte, erkannte diese Thatsache, welche weiterhin durch verschiedene Forscher, wie Sachs, G. Kraus u. A., bestätigt wurde. Der gegenseitigen Beeinflussungen halber gehen aber abnorme Vorgänge in einem Gliede nicht spurlos an anderen Pflanzenorganen vorüber. So hat auch Godlewski [6] gezeigt, dass an Keimpflanzen von Raphanus sativus ein gesteigertes Wachsthum des hypocotylen Gliedes das Wachsthum der Cotyledonen beeinträchtigt, und umgekehrt. Diese Erfahrungen wurden an Keimpflanzen gewonnen, die in kohlensäurefreier Luft cultivirt wurden, während durch entsprechende Umhüllung entweder nur die Cotyledonen oder das hypocotyle Glied verdunkelt waren. Auch das aus der Tabelle auf p. 137 ersichtliche Zurückbleiben der Wurzeln an den bei mangelhaftem Lichtzutritt erzogenen Pflanzen ist eine solche Correlation des Wachsens, die zum Theil unter diesen Umständen wohl davon abhängig ist, dass die stärker wachsenden Organe durch Consum grösserer Nährstoffmengen die anderen Organe benachtheiligen.

---

1) Vgl. G. Kraus, l. c., p. 231; Rauwenhoff, l. c., p. 310. — Vgl. auch Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 868.

2) Vgl. Rauwenhoff, l. c., p. 284, 285 u. a.; de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. I, p. 244.

3) Näheres bei G. Kraus, l. c., p. 234; Rauwenhoff, l. c., p. 285. — Für Wurzeln vgl. Strehl, Unters. über Längenwachsthum d. Wurzel 1874, p. 51.

4) Vgl. G. Kraus, l. c., p. 259; Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 676; Prantl, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. I, p. 384; Rauwenhoff, l. c., p. 310.

5) Physikal.-chem. Abhandl. 1785, II. Thl., p. 47 u. 103.

6) Bot. Ztg. 1879, p. 103.

Das Etiolement wurde als ein vom Lichtmangel abhängiger Vorgang bereits von Ray[1]) und Bonnet[2]) erkannt. Schon Letzterer, namentlich aber Senebier[3]) und de Candolle[4]), schilderten die äusserlich wahrnehmbaren Eigenschaften der etiolirten Theile und erkannten das spezifisch ungleiche Verhalten verschiedener Pflanzen und Pflanzentheile. Weiterhin haben dann namentlich Sachs[5]), G. Kraus u. a. oben genannte Forscher die Kenntnisse über diesen Gegenstand erweitert.

Blüthen. Senebier erkannte (l. c., p. 52), dass die Blüthen von Crocus und Tulipa im Dunkeln sich normal gestaltet und gefärbt entwickeln, und de Candolle (l. c., p. 1081) vermuthete, dass abnorme Bildung verdunkelter Blüthen nur Folge einer mangelhaften Ernährung, hervorgebracht durch Verdunklung der Laubblätter, sei. Trotz dieser richtigen Auffassung hat die fernere Literatur vielfache Widersprüche aufzuweisen, die erst durch die Untersuchungen von Sachs[6]) geklärt wurden, aus welchen die Richtigkeit von de Candolle's Anschauung sich ergab. Zwiebeln und Knollen von Tulipa, Crocus, Hyacinthe liefern im Dunkeln normale Blüthen. Wo diese aber durch Vermittlung der in Laubblättern zu producirenden Nährstoffe sich ausbilden, konnte Sachs wie gewöhnlich gestaltete Blüthen erziehen, als er nur die Blüthenstände verdunkelte, die Laubblätter aber am Licht liess. Auf diese Weise hat Sachs u. a. die Blüthen von Tropaeolum majus, Cheiranthus cheiri, Phaseolus multiflorus, Ipomaea purpurea, Nicotiana rustica sich ausbilden, einige sogar Früchte tragen sehen, wenn die noch ganz jugendliche Blüthen tragenden Aeste ins Dunkle geführt wurden. Solche Versuche lassen sich bequem mit dem in Fig. 18 abgebildeten Apparat anstellen. Die median halbirt gezeichnete Thonschüssel *t* hat in der Mitte eine Oeffnung, durch welche der Blüthenstand *b* mit Hülfe eines halbirten Korkes *k* eingeführt wird. Um den noch wachsenden Pflanzentheilen Spielraum zu lassen, muss die Durchbohrung des Korkes genügend weit genommen und Lichtabschluss durch Verstopfen mit schwarzer Wolle erzielt werden. In der Schale befindet sich dunkler Sand, in welchen der schwarze Pappcylinder *z* eingedrückt wird.



Fig. 18.

Gewisse Abweichungen bietet übrigens die Gestaltung der Blüthen, da, abgesehen vom Chlorophyll, auch andere Farben in einzelnen Fällen sich im Dunkeln nicht bilden[7]) und u. a. die Perigonröhre von Crocus eine Ueberverlängerung erfährt (Sachs, l. c., 1863, p. 21). Bei der spezifisch ungleichen Reactionsfähigkeit der Pflanzenorgane könnte es übrigens nicht überraschen, wenn fernerhin auch im Dunkeln sich anders verhaltende Blüthen gefunden werden sollten.

Die Niederblätter der im Boden befindlichen Rhizome erhalten diese unvollkommene Ausbildung zum Theil nur in Folge des gehemmten Luftzutrittes. So hängt es nach Nägeli[8]) bei den Hieracien nur von der Beleuchtung ab, ob der Ausläufer mit Niederblättern oder Laubblättern besetzt ist, und ebenso verhält es sich nach Göbel mit den Ausläufern von Circaea, während bei Adoxa, Paris quadrifolia u. a. die Schuppenblätter am Licht ihre Gestaltung nicht aufgeben.

---

1) Historia plantarum 1686, Bd. 1, p. 15.
2) Unters. über d. Nutzen d. Blätter, übers. von Arnold, 1762, p. 122—189.
3) Phys.-chem. Abhandl. 1785, II. Thl., p. 52, 103, 110 u. a.
4) Physiolog. végétale 1832, Bd. 3, p. 1078. De Candolle nahm irrig an, dass nur grüne Pflanzentheile etioliren.
5) Bot. Ztg. 1863, Beilage.
6) Bot. Ztg. 1863, Beilage, p. 17, u. 1865, p. 117. Die ältere Lit. ist hier nachzusehen.
7) Vgl. I, § 61. — Hier ist die ausserdem die Erfahrungen von Sachs bestätigende Arbeit von Askenasy (Bot. Ztg. 1876, p. 1) citirt. — Vgl. ferner Walz, Botan. Jahresb. 1875, p. 786.
8) Ueber die Innovation bei den Hieracien, Sitzungsb. d. Münch. Akad. 1866, II, p. 299.

Von der grossen Periode der sich im Dunkeln überverlängernden Organe war bereits II, § 17 die Rede. Es ist dort mitgetheilt, dass an den Dunkelpflanzen das Maximum der Zuwachsbewegung häufig, jedoch nicht immer, zeitlich später, als an den unter gleichen Bedingungen cultivirten Lichtpflanzen beobachtet wird und dass diese zuweilen ein wenig früher ihr Wachsthum einstellen. Für die nur beschränkt und kurze Zeit im Dunkeln wachsenden Organe stellt sich natürlich ein anderes Verhältniss gegenüber den Lichtpflanzen heraus.

Die Ursachen der Lichtwirkung.

§ 32. Ueber die nächste Wirkung des Lichtes und über die Mittel, durch welche im Näheren die als Thatsache sich ergebenden Erfolge erreicht werden, ist noch wenig Sicheres bekannt. Indem wir zunächst die retardirende Wirkung des Lichtes ins Auge fassen, berücksichtigen wir zugleich die durch Verdunkelung an allen Pflanzen erzielte Beschleunigung des Wachsens und diejenigen Erfolge, welche an den im Finstern sich überverlängernden Pflanzentheilen eben durch anhaltendes beschleunigtes Wachsen erreicht werden. Es soll übrigens hiermit nicht ausgeschlossen sein, dass bei anhaltender Lichtentziehung nicht noch besondere Verhältnisse in qualitativer oder quantitativer Hinsicht ins Gewicht fallen können.

Zwar ist noch nicht näher bekannt, welche der für das Wachsen maassgebenden Factoren in Folge der Lichtwirkung variiren, doch dürften die hierdurch erzielten Erfolge theils durch Veränderung des Turgors, theils durch anderweitige Beeinflussung des Zellhautwachsthums erzielt werden, das hinwiederum von verschiedenen Umständen, u. a. von Zufuhr geeigneten Wachsthumsmaterials, sowie von Molecularstructur der Wandung abhängt (Kap. IV). In allen Fällen ist aber zu beachten, dass die Variation der zur mechanischen Ausführung dienenden Factoren nicht die directe Lichtwirkung vorstellen muss, sondern mit der nächsten auslösenden Wirkung dieser in der Pflanze weitläufig verkettet sein kann.

Eine Senkung der Expansionskraft in Folge der Beleuchtung kommt nachweislich in den Bewegungsgelenken von Phaseolus u. s. w. zu Stande, und da an Stelle elastischer Dehnung in diesen Wachsthum als Bewegungsmittel in den sonst gleich reagirenden, tägliche Bewegung ausführenden Blattorganen tritt, so ist dieses durch Beleuchtung verlangsamte Wachsthum offenbar als Folge jener verminderten Expansionskraft anzusehen (vgl. II, § 58). Als Ursache der heliotropischen Krümmungen bringt das Licht freilich einen auf der Convexseite relativ gesteigerten Turgor zu Wege, wirkt indess auch noch in anderer Weise verschieden auf Wachsthum der concav und convex werdenden Seite (vgl. II, § 67). Eine spezifische Wirkung auf die Ausbildung der Zellhaut ergibt sich ferner aus der geringen Ausbildung der sonst verdickten Wandungen in Pflanzen, die im Dunkeln oder in mässiger Beleuchtung erzogen wurden. Dieses ist nicht einfach von gesteigertem Längenwachsthum abhängig, da Gleiches auch ohne merkliche Ueberverlängerung beobachtet wird. Durch welche Beeinflussung das Licht im Näheren das Wachsthum der Zellhaut modificirt, lässt sich nicht bestimmt sagen. Aus dem Kap. IV geht übrigens hervor, dass hier verschiedene Ursachen maassgebend sein könnten.

In allen Fällen wird also empirische Erfahrung zu entscheiden haben, auf

welche Ursache oder auf welchen Complex von Ursachen in gegebenen Fällen die Erfolge zu schieben sind. Die Ueberverlängerung der Internodien rührt übrigens sehr oft nicht von gesteigertem Turgor her, denn dieser erwies sich in einer Anzahl von Herrn Weng vorgenommener Untersuchungen (nach der zur Contraction nöthigen Salzlösung) für correspondirende jüngere und ältere Entwicklungsstadien verschiedener im Licht, resp. im Dunkeln gezogener Keimpflanzen gleich hoch und war in einigen sich stark verlängernden Pflanzen sogar im Dunkeln geringer. Es dürfte also hier die geringe Verdickung der Haut die wesentlichste Ursache des ausgiebigeren Längenwachsthums abgeben[1]. Hierin liegt übrigens dann die nächste Ursache der Ueberverlängerung im Dunkeln, denn die Gewebespannung ist eben nur Folge der modificirten Qualität und Wachsthumsfähigkeit der Gewebecomplexe, fällt aber natürlich in der schon früher (II, § 7) dargelegten Weise für den Verlauf des Wachsens ins Gewicht.

Deshalb kann immerhin noch die zunächst durch eine Verdunklung erzielte Beschleunigung des Wachsthums Folge vermehrter Turgordehnung der Wandungen sein, und sowohl die Erfahrungen an Bewegungsgelenken, als auch die gleichsinnige Zunahme der Gewebespannung (II, § 10 u. 11) lassen diesen Factor als wesentlich mitwirksam für die durch Verdunklung erzielte Wachsthumsbeschleunigung vermuthen. Uebrigens können von Zufuhr und Verwendung des Wachsthumsmaterials abhängige Wachsthumshemmungen ebenfalls schnell zur Geltung kommen, wie ja die Erfahrung lehrt, dass mit Entziehung des Sauerstoffs, trotz Fortdauer des Turgors, das Wachsthum augenblicklich stille steht. Der Schnelligkeit der Reaction halber kann man jedenfalls keinen Unterschied zwischen den nächsten Ursachen der durch Verdunklung sogleich und bei fortgesetzter Dauer erzielten Erfolge postuliren[2]. Auch ohne einen zwingenden Grund wird man im Allgemeinen gern geneigt sein, die auslösende Wirkung des Lichtes innerhalb des Protoplasmas, als des lebendigen Organismus der Zelle, zu suchen, aber selbst dann können sich die für das Wachsthum unmittelbar entscheidenden mechanischen Vorgänge ausserhalb des Protoplasmas vollziehen. Vines'[3] Annahme, die Wirkung des Lichtes bestehe in einer Vermin-

1) De Vries (Bot. Ztg. 1879, p. 852) sieht den höheren Turgor unrichtigerweise als den entscheidenden Factor an.

2) Godlewski (Bot. Ztg. 1879, p. 121) stützt sich auf diesen Grund.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, p. 144. Uebrigens vermisst man bei Vines ein strenges Auseinanderhalten von auslösender Wirkung des Lichtes und den nächsten mechanischen Ursachen des Wachsens. — Offenbar hat Vines sich die mechanischen Probleme nicht genügend klar gemacht, wenn er (p. 146) die schnelle Senkung des Turgors nur durch eine Contraction des Protoplasmas erklärbar hält. Schon viele chemische Reactionen und ferner die plötzliche Ausfällung von Eiweissstoffen im Zellsaft der Drüsenhaarzellen des Blattes von Drosera lehren denn doch zur Genüge, dass moleculare Anziehungskräfte auch ausserhalb des Protoplasmas plötzlich variiren können. Für die Schnelligkeit einer Wasserabgabe nach Aussen ist es aber überhaupt gleichgültig, ob durch eine Contraction des Protoplasmas oder durch verminderte Pumpkraft der im Zellsaft oder Protoplasma gelösten Stoffe die Ursache geschaffen wird. Uebrigens hat mich Vines unrichtig verstanden, wenn er mir die bestimmte Ansicht zuschreibt, ich halte gerade eine verminderte osmotische Leistung im Zellsaft für maassgebend. Dass der Ort, wo derartige Dinge vor sich gehen, in concreten Fällen sehr wohl verschieden sein mag, geht aus meinen Darstellungen hervor, ebenso dass ich den Ort der Reaction für die als Beispiele herangezogenen Fälle noch als unbekannt annehme (vgl. auch II, § 52).

derung der Beweglichkeit der Micellen des Protoplasmas, ist eine Hypothese, die durch Thatsachen nicht besser gestützt wird, als viele andere Hypothesen, die man leicht aufstellen könnte.

Nur bei denjenigen Pflanzen, deren Wachsthum im Dunkeln gehemmt wird, bedarf es zur Herstellung des wachsthumsfähigen Zustandes des Lichteinflusses. Diese Lichtwirkung ist jedenfalls gesondert zu betrachten, obgleich sehr wohl möglich, jedoch nicht nothwendig ist, dass die erzielten Reactionen bis zu einem gewissen Grade mit den retardirenden Wirkungen des Lichtes übereinstimmen, die in allen wachsthumsthätigen Pflanzen in Betracht kommen.

Jedenfalls ist Mangel an Nährmaterial nicht die Ursache, dass im Dunkeln das Wachsthum zum Stillstand kommt. Bei Pilzen, von denen einige durch Licht in den phototonischen Zustand versetzt werden müssen, ist ja das Licht überhaupt für den Gewinn organischer Nahrung nicht nothwendig, und auch in manchen Samenlappen steht das Wachsthum stille, während noch reichlich Reservestoffe darin vorhanden sind[1]. Ferner wird das Wachsthum von Blättern und anderen Pflanzentheilen durch Licht auch dann angeregt, wenn bei Aufenthalt in kohlensäurefreier Luft die Production organischer Substanz ausgeschlossen ist. Unter diesen Umständen unterbleiben die Erscheinungen des Etiolements, und, soweit der Nährstoffvorrath es gestattet, gestalten sich die Pflanzen wie unter den normalen Vegetationsbedingungen, obgleich die Trockensubstanz nicht ansehnlicher als bei Dunkelpflanzen ausfällt. Es ist solches speziell für Raphanus sativus von Godlewski[2] constatirt, und zu gleichem Resultat führen die Experimente von Vines[3], in denen theilweise ganze Pflanzen in kohlensäurefreier Luft sich befanden, theilweise in solche Triebe von Pflanzen eingeführt waren, welche ausserdem unter den gewöhnlichen Vegetationsbedingungen standen. Ebenso entwickelten sich in Versuchen Vines' die durch Eisenmangel chlorophyllfrei gehaltenen Blätter am Licht ähnlich, wie assimilirende grüne Blätter.

Da nun in den im Dunkeln klein bleibenden Blättern ein hoher Turgor bestehen kann (nach eigenen Erfahrungen), so muss die Ursache des mangelhaften Wachsens hier nicht in zu geringer Dehnung der Zellhaut, sondern in anderen, das Zellhautwachsthum beeinflussenden Factoren liegen. Am wahrscheinlichsten mag es immerhin dünken, dass hier das Licht zur Schaffung der zum Zellhautwachsthum nöthigen Nährlösung nöthig ist, mag es sich dabei nun um durch Beleuchtung angeregte Stoffmetamorphosen oder um Transport gegebener Stoffe in die Zellhaut handeln. Allerdings kann auch die Beleuchtung bedeutungsvoll für den Turgor werden, da (vgl. II, p. 140) Stiel und Hut von Coprinus ephemerus im Dunkeln endlich schlaff, am Licht wieder straff werden. Offenbar wird hier durch vom Licht veranlasste Metamorphosen das zur Erzie-

---

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 28; G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 212. Auch Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 672.

2) Bot. Ztg. 1879, p. 89. Vgl. auch § 39 u. 40. Auf p. 191 (Bd. I) ist ein zu solchen Versuchen geeigneter Apparat abgebildet. Um einzelne Sprosse in kohlensäurefreie Luft zu führen, kann eine Zusammenstellung nach dem Muster von Fig. 18, p. 143, dienen, indem an Stelle der Thonschüssel ein Glas- oder Porzellangefäss, an Stelle des Pappcylinders eine Glasglocke gesetzt wird. Durch Eingiessen von Kalilauge in das Gefäss *g* wird die Kohlensäure abgehalten.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 120.

lung der osmotischen Wirkung nöthige Material geschaffen. Möglich, dass auch Metamorphosen, die nicht immer eine wesentliche Modification des Turgors zur Folge haben müssen, in noch anderen Fällen vom Licht abhängig sind. Aus der Nichtverwendung von vorhandenem Nährmaterial ist dieses nicht ohne Weiteres zu folgern, da der Consum dieses Materials auch dann unterbleiben muss, wenn aus anderen Gründen das Wachsthum stille steht. Ebenso ist kein entscheidendes Argument aus der Nachwirkung einer längeren oder kürzeren Beleuchtung zu nehmen, die sich in dem einige Zeit im Dunkeln fortgesetzten Wachsen zu erkennen gibt[1]).

Obige Auseinandersetzungen sind vollkommen ausreichend, um die Unhaltbarkeit aller der Anschauungen darzuthun, welche auf Mangel an Nährstoffen die Ursache des Etiolements zu schieben suchten. Es ist dieses von G. Kraus[2]) geschehen, der das Kleinbleiben der Blätter damit erklärte, dass dieselben auf autochthone Assimilationsproducte angewiesen seien, übrigens sich schon genöthigt sah, eine stoffumsetzende Wirkung des Lichtes für die Fälle anzunehmen, in denen trotz vorhandener Nährstoffe die Blätter nicht wuchsen. Selbstverständlich kann auch Mangel an Nährstoffen Wachsen verhindern, und wie dieser Umstand hat auch die gegenseitige Beeinflussung der Organe einen gewissen Einfluss auf die im Dunkeln erzielten Erfolge (vgl. II, p. 142). Doch ist es nach den beigebrachten Thatsachen ein Irrthum, wenn allein auf solche Beeinflussung das Kleinbleiben der Blätter u. s. w. geschoben wird, wie das von Rzentowsky[3]), Mer[4]) und C. Kraus[5]) geschehen ist. — Da die Zelltheilung erst Folge des Wachsthums ist, so ist auch Batalin's[6]) Annahme irrig, nach der die Blätter klein bleiben, weil im Dunkeln keine Zelltheilungen stattfinden.

Wirkung der Strahlen verschiedener Brechbarkeit.

§ 33. Hinsichtlich der Wirkungen verschieden brechbarer Strahlen auf das Wachsthum ist bislang der Erfolg kurz- und langdauernder Wirkung nicht genügend auseinander gehalten worden. Die Nothwendigkeit, dieses zu thun, leuchtet aber ein, wenn man bedenkt, dass die für Herstellung des Phototonus besonders wirksamen Strahlen nicht dieselben sein müssen, welche das Wachsthum am stärksten hemmen. Auch fällt bei Ausdehnung des Versuchs in blauem Licht eventuell die geringe assimilatorische Wirkung dieses Spectralbezirkes und der hierdurch herbeigeführte Nahrungsmangel ins Gewicht.

Nach den vorliegenden Thatsachen wird Wachsthum und Gestaltung verschiedener Pflanzen nicht in gleicher Weise in verschiedenen Spectralbezirken beeinflusst. Der Regel nach wirkt die stärker brechbare Hälfte des Spectrums (blau und ultraviolett) ähnlich wie Tageslicht, während unter dem Einfluss der schwächer brechbaren Strahlen (gelb bis ultraroth) das Wachsthum wie im Dunkeln oder wenigstens wie in sehr stark gedämpftem Tageslicht verläuft.

---

1) Vgl. hierzu Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 675. — Man versteht übrigens auch leicht, warum ein zeitweiser Aufenthalt im Licht zur Folge hat, dass sich überverlängernde Internodien im Dunkeln weniger lang werden, als solche, welche von Anfang an in Finsterniss sich befinden. Vgl. z. B. Strehl, Unters. über d. Längenwachsthum 1874, p. 25 u. 52; Askenasy, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1878, N. F. II, Bd. 2, p. 77.

2) L. c., p. 212. 3) Botan. Jahresb. 1876, p. 745.

4) Bullet. d. l. soc. botan. d. France 1875, Bd. 22, p. 190. 5) Flora 1878, p. 145.

6) Bot. Ztg. 1871, p. 674. Vgl. dazu Prantl, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, p. 384.

An Phycomyces nitens konnte Vines[1] keine Aenderung der Zuwachsbewegung messen, als er in einstündigen Intervallen Dunkelheit und Beleuchtung mit einem durch Kalibichromatlösung gehenden Licht wechseln liess, während anscheinend derselbe Erfolg wie am Tageslicht herauskam, wenn das durch Lösung von Kupferoxydammoniak passirende Licht in Anwendung kam. In diesem war ein Theil der grünen, sowie die blauen und stärker brechbaren Strahlen vereinigt, während die minder brechbare Hälfte des Spectrums, also etwas grüne, ferner gelbe, orange und rothe Strahlen die Lösung von Kalibichromat passirten.

Ausserdem liegen wesentlich nur Erfahrungen über den Erfolg länger dauernder Einwirkung vor, die übrigens gleichfalls die blaue Spectralhälfte als die gewöhnlich besonders wirksame kennen lehren, nach den von Sachs[2], G. Kraus[3], Brefeld[4], Vines[5] angestellten Versuchen. Im blauen Licht erwachsene Keimpflanzen gestalten sich, soweit die Nährstoffe reichen, den am Tageslicht erzogenen ähnlich, während sie in der minder brechbaren Spectralhälfte (hinter Kalibichromat) ähnlich wie im Dunkeln etioliren, übrigens öfters entschieden durch etwas geringere Länge der Internodien und etwas ansehnlichere Grösse der ergrünenden Blätter eine gewisse Wirkung der fraglichen Strahlen auf das Wachsthum anzeigen. Vines fand die durch Kalibichromat passirenden Strahlen auch dann wirkungslos, als er allein Sprossspitzen unter die mit diesem Medium gefüllten doppelwandigen Glocken führte, die übrige Pflanze aber am Tageslicht hielt, während hinter Kupferoxydammoniak eine ähnliche Gestaltung eintrat, wie im gemischten Licht. Schon aus diesen Erfolgen ergibt sich, dass die Ursache nicht in der in den blauen Strahlen geringeren Assimilationsthätigkeit liegen kann. Ferner kommt diese ja auch nicht in Betracht für die Pilze, unter denen ein ganz analoges Resultat von Brefeld mit Coprinus stercorarius und augenscheinlich noch anderen nicht genannten Arten gewonnen wurde.

Von obiger Regel gibt es indess Ausnahmen, da nach G. Kraus (l. c.) die Perithecienträger von Claviceps microcephala in gelbem und blauem Licht (Kalibichromat und Kupferoxydammoniak) gleiche Länge, im Mittel 30 mm erreichten, während sie im Dunkeln etwas länger, 36 mm, ausfielen[6]. Ferner

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 2, p. 139. — Die Experimente wurden mit Hülfe doppelwandiger Glocken angestellt.

2) Bot. Ztg. 1864, p. 371. — Uebrigens geht die grössere Wirksamkeit der stärker brechbaren Strahlen schon aus Experimenten Senebier's hervor (Phys.-chem. Abhandl. 1785, Bd. 2, p. 29, u. Physiol. végétal. 1800, Bd. 4, p. 273), obgleich dieser durch seine in doppelwandige Glocken gebrachten farbigen Medien wohl keine strenge Separirung der Spectralbezirke erzielte. Widersprechend sind auch nicht die von Martius (Bot. Ztg. 1854, p. 82) und Hunt (ebenda 1851, p. 314) mitgetheilten Resultate. Dass auch in anatomischer Hinsicht die im gelben Licht erzogenen Pflanzen den Dunkelpflanzen ähnlich sind, constatirte Rauwenhoff, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 5, p. 282.

3) Bot. Ztg. 1876, p. 505.

4) Ebenda 1877, p. 407; Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96.

5) L. c., p. 120.

6) Nach Sorokin (Botan. Jahresb. 1874, p. 214) sollen sich einige Pilze schlechter im blauen Licht als im Dunkeln entwickelt haben.

keimen nach Borodin[1]) die Sporen von Farnkräutern im gelben, nicht aber im blauen Licht.

Der als Regel eintretende Erfolg stimmt im Ganzen mit den Erfahrungen hinsichtlich des Heliotropismus, da dieser hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak wie am Tageslicht, hinter einer Lösung von Kalibichromat jedenfalls schwach und oft nicht merklich ist[2]). Im Näheren kommt allen Strahlen des Spectrums, ausgenommen den gelben, heliotropische Wirkung zu, doch ist die Wirkung der rothen Strahlen auf manche Pflanzen anscheinend gering, und die maximale Wirkung liegt in stärker brechbaren Strahlenbezirken, indess krümmt sich der schon erwähnte Claviceps microcephala gleich stark im gelben und blauen Licht (vgl. II, § 70).

Im Allgemeinen mag wohl das Verhältniss zwischen Brechbarkeit der Strahlen und der geradlinig fortschreitenden Zuwachsbewegung im Näheren durch eine ähnliche Curve dargestellt sein, wie sie für die heliotropische Wirksamkeit der Spectralbezirke sich ergibt. Entscheidende Untersuchungen fehlen und diese werden auch zu ermitteln haben, welch Bewandtniss es mit der nach Bert und G. Kraus nachtheiligen Wirkung der grünen Strahlen hat, die hinsichtlich der heliotropischen Wirkung eine der Curve entsprechende Ordinate liefern. Aus Bert's[3]) Mittheilungen kann ich freilich nur ersehen, dass Pflanzen von Mimosa pudica hinter grünem Glas, das übrigens die Strahlen anderer Spectralbezirke nur sehr stark schwächte, fast so schnell wie im Dunkeln starr wurden und zu Grunde gingen. Nach G. Kraus[4]) scheint hingegen Mimosa hinter alkoholischer Lösung von Kupferchlorid eher schlechter als im Dunkeln fortzukommen. Ferner werden nach diesem Autor die Perithecienträger von Claviceps microcephala in grünem Licht fast nur halb so lang, als in gelbem oder in blauem Licht. Hier handelt es sich also um eine nicht grüne Pflanze, und die besondere Wirkung kann nicht etwa darin liegen, dass die grünen Strahlen, weil sie von grünen Pflanzentheilen reflectirt werden, nicht zur Wirkung kommen. Eine solche Ansicht sprach einst Bert (1870, l. c., p. 76) aus, um späterhin (1878) eine direct schädliche Wirkung des grünen Lichtes anzunehmen. Mit der Angabe Bert's, dass Pflanzen hinter alkoholischer Chlorophylllösung ihr Wachsthum baldigst einstellen, steht die Beobachtung Gerland's[5]) in Widerspruch, nach der in dem von solcher Lösung durchgelassenen Licht Pflanzen sich wie in sehr gedämpftem Tageslicht entwickeln.

Fassen wir die Gesammtthätigkeit einer Pflanze ins Auge, so wird wohl irgend eine Wirkung im Organismus durch Strahlen jeder Wellenlänge erzielt. Einmal kommen Strahlen jeder Brechbarkeit insofern in Betracht, als sie durch Wärmebewegung die Temperatur des Pflanzenkörpers erhöhen. Ausserdem werden noch besondere Vorgänge durch Strahlen bestimmter Wellenlänge angeregt, und hier entscheidet durchaus die subjective Receptivität, welche Strahlenqualitäten in einer gegebenen Function wirksam eingreifen. Für jeden bestimmten, vom Licht beeinflussten Prozess kommen im Allgemeinen nur die Strahlen be-

---

1) Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 13, p. 436.

2) Das Längenwachsthum negativ und positiv heliotropischer Pflanzentheile wird nach G. Kraus in gleicher Weise durch farbiges Licht beeinflusst.

3) Mém. d. l'Acad. d. scienc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 28; Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 695.

4) L. c., p. 508.

5) Annal. d. Physik u. Chem. 1873, Bd. 148, p. 108.

stimmter Wellenlänge vorwiegend oder ausschliesslich in Betracht, und die z. B. das Wachsen mächtig beeinflussenden ultravioletten Strahlen haben für die Kohlensäurezersetzung keine Bedeutung. Wird also die Wirkung der verschiedenen Strahlenqualitäten auf die verschiedenen Functionen der Pflanze graphisch dargestellt, so erhält man über dem als Abscissenachse benutzten Spectrum in ihrem Verlaufe wesentlich von einander abweichende Curven, deren Maxima und Minima auf ganz andere Spectralbezirke fallen können und die lehren, dass die in einem bestimmten Prozess wirksamste Strahlenqualität für einen anderen Vorgang keine oder wenigstens nur sehr geringe Bedeutung hat. Die entscheidenden spezifischen Eigenschaften bringen es mit sich, dass für verschiedene Pflanzenarten die auf eine bestimmte Function bezügliche Curve nicht ganz identisch ausfällt, und dass auch hinsichtlich des Wachsens sogar bedeutende Differenzen vorkommen, ist oben mitgetheilt.

Halten wir uns allein an die als endlicher Erfolg bekannten Thatsachen, so wird eine hervorragende chemische Thätigkeit in der Pflanze, die Production organischer Substanz, nur durch die für unser Auge sichtbaren, und zwar am ausgiebigsten durch die uns gelb erscheinenden Strahlen veranlasst. Auch für die mit diesem Prozess verknüpfte Chlorophyllbildung fällt die Curve wenigstens einigermaassen ähnlich aus. Auf die uns als Wachsthum und Bewegungen (Blattbewegungen, Heliotropismus, Gewebespannung, Bewegungen des Protoplasmas und der Schwärmsporen) entgegentretenden mechanischen Leistungen (einschliesslich der Herstellung des Phototonus) haben der Regel nach die stärker brechbaren Strahlen den grössten Einfluss, und das Maximum der Curve pflegt in den violetten oder selbst ultravioletten Spectralbezirk zu fallen[1]. Diese Curve pflegt zwischen dem blauen und gelben Spectralbezirk die Abscissenachse zu schneiden. Die minder brechbaren Strahlen sind aber deshalb nicht ganz wirkungslos, wenigstens beginnt jenseits des gelben Spectralbezirkes, also durch eine indifferente Zone getrennt, wieder heliotropische Wirkung, die durch eine bis in das Ultraroth, freilich zu einem relativ geringen Maximum steigende Curve dargestellt wird. Vielleicht gilt Aehnliches auch für andere vom Licht beeinflusste Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, und möglicherweise ist das oben erwähnte abweichende Verhalten einiger Pflanzen (Claviceps microcephala, Farnsporen) dahin zu interpretiren, dass die Ordinaten dieser zweiten Curve relativ ansehnliche Werthe erlangen. Weiter findet vielleicht die noch nicht näher ermittelte Beeinflussung des Wachsens durch die uns grün erscheinenden Strahlen ganz oder theilweise ihre Erklärung durch die Lage desjenigen Spectralbezirkes, in welchem die Ordinaten den Werth Null erreichen.

Wo es sich um Wachsthums- und Bewegungsvorgänge handelt, wird durch eine auslösende Lichtwirkung Spannkraft in Action versetzt, während mit der Production organischer Substanz potentielle Energie angehäuft wird. In beiden Fällen muss die aus dem endlichen Erfolg abgeleitete Curve nicht gerade genau anzeigen, welche Beziehungen zwischen Brechbarkeit der Strahlen und dem durch diese unmittelbar veranlassten Vorgang bestehen. Schon die ungleiche Absorption verschiedenwerthiger Strahlen in den Pflanzengeweben muss auf die über dem Spectrum construirte Wirkungscurve einen Einfluss haben, da ja die Strahlen in anderer relativer Mischung in das Innere gegebener Zellen eindringen (vgl. I, § 43). Ferner handelt es sich im endlichen Erfolg um ein Resultat, das vielleicht in sehr verwickelter Beziehung zu den durch bestimmte Strahlen direct erzielten Wirkungen steht; vielleicht auch einmal aus zwei verschiedenen, aber gleichzeitig durch dieselbe Strahlenqualität erzielten Auslösungen resultirt. Diese Erwägungen sind aber nothwendig geboten, um nicht voreilig aus der nach dem endlichen Erfolg construirten Curve Schlüsse auf die unmittelbare Wirkung von Strahlen bestimmter Brechbarkeit zu ziehen. Im näheren Verfolg dieses Themas darf auch nicht vergessen werden, dass selbst bei sonstiger Gleichwerthigkeit des receptiven Apparates dieselben Strahlen durch anderweitige Vermittlung verschieden wirken können. Bekannt ist ja, wie u. a. Bromsilber durch Beimengung gewisser Körper gegen Strahlen empfindlich gemacht werden kann, gegen die es sich sonst indifferent verhält. Weiter können die bezüglichen Curven mit steigender Intensität recht wohl andere relative Ordinatenwerthe liefern.

Vergleicht man die nach dem Erfolg in Pflanzen construirten Curven mit anderen, die subjective Receptivität für verschiedenwerthige Strahlen ausdrückenden Curven, so ist die nach dem Lichteindruck construirte Helligkeitscurve derjenigen ähnlich, welche für die

---

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 646.

Kohlensäurezersetzung in Pflanzen erhalten wurde (I, § 43). Hinsichtlich der Wachsthums- und Bewegungsvorgänge bietet die über dem Spectrum construirte Curve Aehnlichkeit mit der Curve für die meisten chemischen Wirkungen der Strahlen. Auch diese ist nach Chastaing[1]) nur in dem gelben Spectralbezirk Null, indess ist der Regel nach die Wirkung der schwächer brechbaren Strahlen, gegenüber den blauen und stärker brechbaren Strahlen, relativ gering oder eventuell verschwindend. Da die Strahlen verschiedener Wellenlänge in den Pflanzen nicht in gleich vollständiger Weise absorbirt und in Wärmebewegung umgesetzt werden, so wird auch hinsichtlich der allein durch Erwärmung erzielten Erfolge immer nur eine subjective Curve gewonnen, die nicht mit der objectiven Wärmecurve übereinstimmen muss.

C. Wirkung mechanischer Eingriffe.

Auslösende Wirkungen.

§ 34. Jede Druck- und Zugkraft muss nach Maassgabe ihres mechanischen Effektes fördernd oder hemmend in die Zuwachsbewegung eingreifen, ausserdem aber kommen an manchen Pflanzenorganen auffallende auslösende Wirkungen durch einen Contact zu Wege, dessen mechanisches Aequivalent offenbar sehr gering gegenüber dem durch Wachsthum erzielten Erfolge ist. Wenn nun nicht bei allen Pflanzen ein merklicher Erfolg solcher Neigung zu bemerken ist, so zeigen doch die bekannten Thatsachen die graduelle Abstufung auch dieser Receptivität an, und jedenfalls muss immer die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass ein eingreifender Zug oder Druck nicht nur mechanische, sondern auch auslösende Wirkung geltend machen kann.

Durch auslösenden Contactreiz kommen sowohl Hemmungen als Förderungen des Wachsens, also gerade entgegengesetzte Erfolge zu Stande, wie solches auch hinsichtlich anderer auslösenden Wirkungen der Fall ist.

In Folge einer Hemmung des Wachsens an der berührten Stelle umschliessen die Ranken die ihnen gebotene Stütze. Diese und ähnliche Reizbarkeiten an den Wurzeln und Wurzelhaaren werden erst späterhin (§ 51—53) ihre Behandlung finden. Eine auffallende Hemmung des Wachsens durch Contact mit einem festen Körper wird an Hutpilzen erzielt, und vermöge dieser localen Wachsthumshemmungen werden in der Natur nicht selten Grashalme u. s. w. in den sich ausbreitenden Hut eingeschlossen. Trifft dieser auf einen Grashalm u. s. w., so wird dieser eben der Wachsthumshemmung halber nicht bei Seite geschoben, sondern es entsteht zunächst an der Contactstelle des fortwachsenden Hutrandes eine Einbuchtung, weiterhin aber schliesst der Hut wieder hinter dem Grashalm durch entsprechendes tangentiales Wachsthum zusammen. Nunmehr macht es natürlich den Eindruck, als ob der Grashalm den Hutpilz durchwachsen hätte, jedoch wurde die richtige Deutung von Macaire[2]) und J. Schmitz[3]) gegeben.

---

1) Annal. d. Chim. et d. Physique 1877, V sér., Bd. 11, p. 145.

2) Mémoir. d. l. soc. d. Génève II, P. II, p. 124. Citirt nach Treviranus, Physiologie, Bd. 2, p. 194.

3) Linnaea 1843, Bd. 14, p. 448. Natürlich ist ein solches Umwachsen nur bei einem bestimmten, nicht allen Hutpilzen zukommenden Wachsthumsmodus möglich. — Ob die un-

Eine Förderung des Wachsthums durch Contactwirkung bieten die Brutknospen von Marchantia polymorpha, an denen auf der zenithwärts gewandten Fläche Wurzelhaare nur bei Berührung mit einem festen Körper auswachsen[1]. Ferner ist die Produktion oder die Ausbildung der Haftballen an den Ranken von Ampelopsis hederacea von einem Contact abhängig. Es ist dieses seit Mohl[2] bekannt, und von mir[3] wurde noch im Näheren gezeigt, dass Verdunklung oder Feuchtigkeit keine Rolle mitspielen. Auch die Bildung der Haustorien von Cuscuta und Cassyta hängt nach Mohl[4] von einer Contactwirkung ab. Ebenso scheint Berührung mit einem festen Körper eine Produktion von Wurzelhaaren, an Luftwurzeln veranlassen zu können[5]. Auch hat an den schon angelegten Haftballen von Ampelopsis Veitchii[6] ein Contact zur Folge, dass an der berührten Partie die Saugscheibe zahlreiche Haare producirt.

Für Ranken, Marchantia, Ampelopsis, Cuscuta ist bekannt, dass wohl Berührung mit einem festen Körper, nicht aber mit Wasser in obigem Sinne auslösend wirkt[7]. Nach den Brutknospen von Marchantia zu urtheilen, vermag ein constanter Druck als Reiz zu wirken, und auch die Erfahrungen an Ranken u. s. w. sprechen nicht dagegen, obgleich hier durch die Bewegung zugleich eine mehr oder weniger grosse Reibung zu Stande kommt, der vielleicht auch noch ein Antheil bei der auslösenden Wirkung zufällt. Jedenfalls pflanzt sich in Brutknospen von Marchantia der Reiz von der Contactstelle aus auf nicht berührte Theile fort, da auf der ganzen zenithwärts gewandten Seite Wurzelhaare erscheinen, wenn auch die gewölbte Brutknospe nur an einer Stelle mit einer ebenen Glasplatte in Berührung steht. Auch in Ranken und in anderen Fällen kommt eine gewisse Fortpflanzung des Reizes zu Stande (vgl. II, § 50).

Es scheint aber auch ein Zug durch auslösende Wirkung eine Verlangsamung des Wachsens erzeugen zu können. Anders wenigstens ist die schon erwähnte (II, p. 62) Erfahrung Baranetzky's kaum zu deuten, dass ein spannendes Gewicht von 2,5 bis 35 g das Längenwachsthum verlangsamt, obgleich der mechanische Zug auf eine Beschleunigung hinwirken müsste. Ueberhaupt wird gewiss ein näheres Studium noch viele auslösende Wirkungen von Druck und Zug (Contact inclusive) aufdecken. Von Erscheinungen, die noch ein näheres Studium bedürfen, nenne ich das Anschmiegen von Pollenschläuchen[8], gewissen Algenfäden u. s. w. an die Unterlage und die besondere Gestaltung von Wurzelhaaren und Rhizoiden beim Contact mit Bodentheilchen (vgl. I, § 14). Bei dem durch Krümmerbleibende Ausbildung eines Hymeniums an der mit dieser Fläche einem Substrat aufliegenden Thelephora eine Folge des Contactes oder anderer Ursachen ist, bleibt zu untersuchen. Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 252.

---

1) Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. I, p. 92.

2) Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 70.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, p. 95. Ferner Darwin, Die Bewegungen u. Lebensweise der kletternden Pflanzen 1876, p. 112. Auch die Haftscheiben von Bignonia sind hier geschildert.

4) L. c., p. 129. Vgl. Koch, Die Klee- u. Flachsseide 1880, p. 53. Vgl. § 51.

5) Mohl, l. c., p. 49. Chatin, Bot. Ztg. 1858, p. 133.

6) Vgl. Darwin, l. c., p. 112, Anmerkg. Cohn, Bot. Ztg. 1878, p. 27.

7) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 95.

8) Vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 783; Strasburger, Befruchtung und Zelltheilung 1877, p. 54; Dalmer, Ueber die Leitung der Pollenschläuche, 1880, Separatabz. aus d. Jenaischen Zeitschrift f. Naturw., N. F., Bd. 7.

mungen von Zweigen erzielten Auswachsen von Knospen und Zweigen könnten Druck- und Zugkräfte gleichfalls eine auslösende Rolle spielen[1]).

Mechanische Wirkungen.

§ 35. Die hohe Bedeutung mechanischer Dehnung für das Wachsen ist in den Kap. III u. IV zur Genüge behandelt, und es brauchen hier nur noch einige besondere Fälle hinsichtlich der Wirkung der von Aussen auf die Pflanze ausgeübten Zug- und Druckkräfte behandelt zu werden, die vermöge der mechanischen Dehnung in demselben Sinne wirken, wie die in der Pflanze entwickelten Zug- und Druckkräfte. Demgemäss muss eine verstärkte Dehnung eine Beschleunigung, ein Gegendruck eine Hemmung des Wachsens herbeiführen, sofern nicht aus anderen Ursachen eine entgegengesetzte und überwiegende Beeinflussung entspringt, wie das in der That bei der Wirkung eines schwachen Zuges der Fall zu sein scheint (vgl. p. 152).

Ein äusserer Druck kann natürlich immer genügend gesteigert werden, um ein Wachsthum in der bezüglichen Richtung zu verlangsamen oder zum Stillstand zu bringen, während dasselbe nach anderen Richtungen hin noch fortschreitet. Dieserhalb nehmen in enge Spalten eingeklemmte Wurzeln, Stengel und andere Pflanzentheile eine abgeflachte Gestalt an, wie es in der Natur an Wurzeln nicht selten beobachtet wird und experimentell an den verschiedensten Pflanzentheilen erzielt werden kann[2]). Mit dem Uebergang des noch plastischen und bildungsfähigen Gewebes in Dauergewebe ist dann natürlich die aufgedrängte Gestaltung dauernd fixirt. So wie Aussenkräfte sind auch aus dem Eigengewicht entspringende Zug- und Druckkräfte immer wirksam. Am augenscheinlichsten tritt das in der Richtung von Stengeltheilen hervor, die, durch ihr Eigengewicht gebogen, in einer hiervon abhängigen Lage fixirt werden (II, § 74). Auch ist es offenbar wesentlich Folge eines mechanischen Zuges, dass Ranunculus fluitans, Arten von Potamogeton und anderer Wasserpflanzen in schnell fliessendem Wasser länger werden als in ruhigerem Wasser.

Ein schönes Beispiel für Verlangsamung des Wachsens durch Gegendruck bieten die Staubfäden der Gramineen, welche ein sehr beschleunigtes Wachsen dann beginnen, wenn mit dem Oeffnen der Spelzen die äussere Ursache der Hemmung beseitigt ist (vgl. p. 83). Wie allgemein durch die aus dem gegenseitigen Verband entspringenden Spannungen in Geweben Hemmungen, resp. Förderungen des Wachsens erzeugt werden, ist früher (Kap. III u. IV) schon behandelt, und dort sind auch Beispiele mitgetheilt, in denen normal ausgewachsene Gewebe mit Aufhebung des hemmenden Gegendruckes nochmals zu wachsen beginnen. Das geschieht auch dann, wenn in Folge von Verletzungen die nunmehr durch die umgebenden Gewebe nicht mehr gehemmten Zellen mehr oder weniger ausgedehnt Callus produciren, der sowohl von zuvor in Wachs-

---

1) Vgl. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 194.

2) In diese Kategorie fallen auch die Erfolge von Druckwirkungen, welche dicht gedrängte jugendliche Organe aufeinander ausüben. Wie sich hieraus die Blattstellungsverhältnisse mechanisch ergeben, muss in den Arbeiten Schwendener's nachgesehen werden: Mechanische Theorie d. Blattstellung, 1878; Ueber Spiralstellung bei Florideen, in Monatsb. d. Berlin. Akad. 1880, p. 327.

thum begriffenen als normalerweise ausgewachsenen Zellen ausgehen kann. Allerdings kommen hierbei in Folge der Verletzungen auch noch andere äussere und innere Factoren in Betracht, die mehr oder weniger mitbestimmend für den Erfolg sein werden. Die diesbezüglichen Fragen sind noch nicht näher aufgehellt, dass aber thatsächlich auch aus der innern Wechselwirkung der Gewebe entspringende Ursachen mitwirksam sein werden, lassen die entfernt von der Schnittfläche, aber in Folge der Verletzung bemerklich werdenden Wachsthumsvorgänge vermuthen, die u. a. durch Austreiben von Wurzeln und Knospen kenntlich werden.

Ferner werden mit Verminderung des Rindendruckes die Jahresringe breiter, und die anatomische Differenz zwischen Herbst- und Frühlingsholz ist eine Folge des durchschnittlich vom Frühjahr nach dem Herbst hin steigenden Rindendruckes. Dieser ist im Frühjahr am geringsten, weil in der winterlichen Ruheperiode aus den p. 45 angeführten Gründen eine partielle Ausgleichung der Querspannung stattfindet, nimmt aber mit dem Dickenwachsthum des Holzes und der Rinde aus naheliegenden, übrigens in Kap. IV erörterten Gründen wieder zu. Diese Zunahme des dem Wachsthum der Cambiumzellen und dem Jungzuwachs des Holzes sich entgegenstemmenden Druckes hat allgemein zur Folge, dass mit steigendem Druck die Zellen in radialer Richtung weniger wachsen und deshalb die Herbstholzzellen den geringsten radialen Durchmesser, dabei aber vielfach, jedoch nicht immer dickere Wandungen besitzen. Sehr deutlich sind diese Verhältnisse bekanntlich im Holze der Coniferen bemerklich, jedoch auch in Laubhölzern, in denen ausserdem noch gewöhnlich Unterschiede in der Vertheilung der constituirenden Elementarorgane auftreten. Die Gefässe pflegen nämlich zumeist im Frühjahrsholz reichlicher als im Herbstholz vorhanden zu sein, ja fehlen diesem letzteren bei manchen Pflanzen [1]).

Dass diese Unterschiede von der Intensität des Rindendruckes abhängen, wurde exakt von de Vries [2]) nachgewiesen. Wurde nämlich im Frühjahr durch festes Umwickeln der Aeste mit Bindfaden der auf dem Cambium lastende Radialdruck gesteigert, so konnte schon jetzt Herbstholz erzeugt werden und umgekehrt entstand später im Jahre Frühlingsholz, wenn durch eine Anzahl bis auf das Cambium geführter Längsschnitte die Continuität des Rindenringes vernichtet und somit der Radialdruck aufgehoben, resp. stark reducirt wurde. War schon herbstlicher Stillstand eingetreten, so begann in Folge solcher Einschnitte nochmals ein Dickenwachsthum. Ferner fiel die Dicke des Zuwachses an demselben Zweige viel geringer in denjenigen Cylinderstücken aus, in welchen der Radialdruck verstärkt war, und mit dem ansehnlicheren Wachsthum in den übrigen Stengelpartien wurde in diesen auch in gleicher Zeit eine grössere Zellenzahl gebildet.

Dass die Breite der Jahreszuwachse mit Verminderung des Rindendruckes zunimmt, ist schon lange bekannt [3]). Sachs [4]) sprach dann die Vermuthung aus, es möchten auch die be-

---

1) Näheres bei de Bary, Anatomie 1877, p. 490 u. 515; de Vries, Flora 1875, p. 101.

2) Flora 1872, p. 241; 1875, p. 97; 1876, p. 2; De l'influence d. l. pression s. l. structure d. couches ligneuses, 1876, Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 11.

3) Knight, Philosoph. Transact. 1803, Thl. II, p. 281; Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baumkörpers, 1871.

4) Lehrbuch 1868, I. Aufl., p. 409.

kannten anatomischen Differenzen innerhalb eines Jahresringes vom wechselnden Rindendruck abhängig sein. Diese Annahme fand durch die von de Vries angestellten Experimente Bestätigung, welche mit 2- bis 6jährigen Zweigen angestellt wurden und sich auf etwa 40 Arten Laubhölzer erstreckten.

Wie durch künstliche Mittel, kann natürlich auch durch in der Natur sich geltend machende Einflüsse ein doppelter Jahresring in einem Jahre angelegt werden. Es ist dieses wiederholt beobachtet, und da auch durch Entblättern im Sommer und das hierauf folgende Austreiben der Winterknospen ein solcher Effect zu erzielen war, so scheint jeder beliebig erzielte relative Stillstand im Dickenzuwachs zu solchem Resultat führen zu können[1]. Dieserhalb ist auch die Ausbildung von Jahresringen an tropischen Bäumen verständlich[2], in denen vielfach, z. B. durch eine trockene Jahreszeit, eine Ruhezeit herbeigeführt wird. Einseitige Verdickung der Jahreszuwachse hängt gleichfalls theilweise, übrigens nicht immer, von einer entsprechenden ungleichen Vertheilung des Rindendruckes ab. Wie weit dieser und überhaupt ein von Aussen ausgeübter Druck die abnorme Ausbildung der Stämme von Bauhinia begünstigt, ist noch nicht ermittelt[3]. Uebrigens lassen sich öfters in der Gestaltung der Holzkörper schlingender Pflanzen die Folgen des von der umschlungenen Stütze ausgeübten Druckes unschwer erkennen.

Ein verminderter Rindendruck begünstigt also nach Obigem die Ausbildung von Gefässen, doch bedarf es dazu nach der Erfahrung am Callusgewebe einer gewissen Spannung, da zunächst nur parenchymatische Zellen entstehen und das Auftreten von Gefässen, Holzzellen u. s. w. sich nach de Vries[4] erst mit Ausbildung einer ansehnlichen Gewebespannung einstellt. Da weiter bei Wundholzbildung transversale Einschnitte bis auf das Cambium die Entwicklung von Holzzellen weit mehr zurückdrängen, als longitudinale, so schliesst de Vries, dass für Ausbildung dieser Elementarorgane besonders ein in der Richtung der Längsachse wirksamer Druck auf die cambialen Zellen von Bedeutung sei. Immerhin ist es fraglich, ob hier der ganze Erfolg auf den Druck zu schieben ist, da eine Verletzung auch mannigfache andere Wirkungen hat und in dieser Hinsicht ein transversaler Einschnitt nicht den gleichen Erfolg wie ein longitudinaler herbeiführen muss.

Die Fähigkeit normaler Weise ausgewachsener Zellen, nochmals ein Wachsthum aufzunehmen, wenn die hemmenden Gewebe hinweggenommen werden, ist eine weit verbreitete Erscheinung. Allgemein bildet sich hierbei ein Meristemgewebe, das in einigen Pflanzen bald eine schützende Korkschicht oder zunächst einen mehr oder weniger ausgedehnten Callus producirt. Näher auf dieses Thema einzugehen, ist hier nicht geboten[5]. Ebenso braucht hier nicht weiter auf die Bildung der Thyllen eingegangen zu werden[6], bei deren Entstehung wohl der erhebliche negative Luftdruck in den Gefässen etwas begünstigend wirken mag (vgl. I, § 19).

Ausser den bisher betrachteten constanten Zug- und Druckkräften müssen aber auch Erschütterungen ins Auge gefasst werden. Ueber die Wirkung fortgesetzter mechanischer Erschütterungen auf das Wachsthum liegen noch keine entscheidenden Erfahrungen vor. Allerdings lehren die unter Wasserfällen noch fortkommenden kleinen Algen, dass eine sehr lebhafte Erschütterung das Gedeihen dieser Organismen nicht aufhält. Fehlen bei zu intensiver Bewegung des Wassers grössere Pflanzen, so mag der Grund hierfür wohl nur in der mechanischen Unmöglichkeit, sich unter diesen Bedingungen am Substrate festzuhalten, zu suchen sein. Uebrigens werden an Klippen wachsende grössere

1) Kny, Ueber die Verdopplung des Jahresringes, 1879, Separatabz. a. d. Verhandl. d. Brandenburg. Botan. Vereins. Anderweitige Literatur ist hier citirt.

2) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 518.

3) Vgl. de Bary, l. c., p. 621.

4) Flora 1876, p. 1.

5) Lit. bei Frank, Die Pflanzenkrankheiten, Encyclopädie d. Naturw. 1880, I. Abth., p. 380. Vgl. ferner de Vries, Flora 1876, p. 1; Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 87; Brefeld, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 138; Hansen, Vergl. Unters. über Adventivbildung 1881, p. 34.

6) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 177.

Meeresalgen durch die Brandung mächtig hin- und hergezerrt, und auch die durch Windstösse erzielten, in manchen Gegenden ja sehr anhaltend wirksamen Erschütterungen müssen von den lebhaft bewegten Blättern und Zweigen höherer Pflanzen ertragen werden.

Schon der mechanischen Zerrungen halber müssen solche Bewegungen einen Einfluss auf die Zuwachsbewegung haben. Diesen können wir aber nicht nach der durch Erschütterung erzielten Erschlaffung abschätzen (vgl. II, p. 23), da einmal der Erfolg fortgesetzter Erschütterungen nicht bekannt ist und zudem vielleicht gleichzeitig verschiedene für das Wachsthum bedeutungsvolle Factoren beeinflusst werden. Die Existenz durch Stoss reizbarer Pflanzen und die Erfahrungen an diesen erlauben gleichfalls nicht, einen Schluss auf die wahrscheinliche Wirkung fortgesetzter Erschütterungen auf andere Pflanzentheile zu ziehen. Ein Erfolg der durch Zerrungen erzielten Verminderung des Rindendrucks ist die mächtigere Ausbildung eines Jahresringes an den vom Winde genügend bewegten Baumstämmen. Knight[1]), welcher diese Thatsache feststellte, zeigte auch, dass an einem Baume, der gezwungen war, nur in einer bestimmten Ebene sich hin- und herzubewegen, der Jahreszuwachs in der mit dieser Schwingungsebene zusammenfallenden Richtung am ansehnlichsten war.

Zu unterscheiden von solchen Massenbewegungen sind natürlich die Molecularbewegungen der constituirenden Micellen des Organismus. Eine Beschleunigung oder Verlangsamung der Molecularbewegung wird im Allgemeinen nicht spurlos an der Thätigkeit der Pflanze vorübergehen, und wir brauchen hier hinsichtlich äusserer Einflüsse nur an Temperaturänderungen zu erinnern, deren Erfolg im Wachsen u. s. w. wohl zum guten Theil durch Steigerung oder Herabdrücken des molecularen Bewegungszustandes erzielt wird. Durch dieses Mittel werden wohl überhaupt viele äussere Agentien direct oder indirect wirksam sein.

So werden denn auch moleculare Schwingungen in dem umgebenden Medium, sofern sie den Bewegungszustand der Micellen modificiren, das Wachsthum beeinflussen. Schon bei anderer Gelegenheit haben wir mitgetheilt, dass Nägeli, im Anschluss an seine Gährtheorie, das Nichtwachsen und endliche Zugrundegehen von Spaltpilzen, die sich in geringer Zahl neben vielen Sprosspilzen in einer Zuckerlösung befinden, aus dem durch Vermittlung dieser in die Spaltpilze übertragenen molecularen Bewegungszustand erklärt (I, p. 367). Nach Reinke[2]) wurde ferner die Entwicklung von Spaltpilzen stark gehemmt durch Schallwellen, als durch diese die Culturflüssigkeit in Schwingungen versetzt wurde. Er tauchte zu dem Ende in die Nährlösung ein vergoldetes Messingrohr, das durch Reibung dauernd in tönender Longitudinalschwingung gehalten wurde. In dieser Culturflüssigkeit entwickelten sich dann innerhalb 24 Stunden nur wenig Bacterien, welche in der gleichen, aber in Ruhe gelassenen Flüssigkeit während dessen sich massenhaft gebildet hatten.

Nach Angaben Horvath's[3]) wurden auch Spaltpilze in ihrer Entwicklung gehemmt und endlich sogar getödtet, als die Culturflüssigkeit durch schnell aufeinander folgende Stösse in

---

1) Philosoph. Transact. 1803, II, p. 280. Vgl. auch dessen Beobachtungen an Wurzeln, ebenda 1811, p. 217.

2) Pflüger's Archiv f. Physiologie 1880, Bd. 23, p. 434.

3) Pflüger's Archiv 1878, Bd. 17, p. 125.

Erschütterung gesetzt wurde. Da aber diese Erschütterungen offenbar geringer, als die unter mässig hohen Wasserfällen war, in denen Algen noch recht wohl gedeihen, muss in der That, wie Nägeli's [1]) Kritik zeigt, es fraglich erscheinen, ob der von Horvath beobachtete Erfolg nicht auf andere Ursachen zu schieben ist. Auch hat E. C. Hansen [2]) keine Hemmung im Wachsen von Sprosspilzen gefunden, als er diese in derselben Weise wie Horvath in Erschütterung versetzte.

D. Wirkungen von Turgescenzschwankungen.

§ 36. Durch eine Verminderung des Wassergehaltes in der Pflanze, sowie durch alle den Turgor herabdrückenden Umstände wird im Allgemeinen eine Verlangsamung des Wachsens herbeigeführt. Dem entsprechen auch die in wasserarmem Boden, bei lebhafter Transpiration und in Salzlösungen gemachten Erfahrungen. Als endliches Resultat kommen freilich auch hier Gestaltungen heraus, die nicht ohne weiteres nur Erfolg des verzögerten Wachsthums sind, doch kann dieses nicht Wunder nehmen, da einmal besondere Vorgänge aus der Wechselwirkung der Organe entspringen und öfters mit den veränderten äusseren Bedingungen anderweitige, auf das Wachsthum influirende Factoren hergestellt werden. So fällt z. B. bei Uebersättigung eines Bodens mit Wasser die beschränkte Luftcirculation ins Gewicht, und in Nährlösungen hat die mit der Zeit zudem veränderliche Zusammensetzung, auch wenn alle nothwendigen Nährstoffe geboten sind, Bedeutung für die Entwicklung der Pflanze. Von der Hemmung des Fortkommens von Spaltpilzen mit Anhäufung von Säure und der Schädigung der Wurzeln durch alkalische Reaction der Nährlösung ist schon bei anderer Gelegenheit die Rede gewesen. Ferner dürften wohl, nach den Erfahrungen an reizbaren Pflanzen, gewisse Salze auslösende Wirkungen geltend machen (II, § 54), die einseitig überwiegende Luftfeuchtigkeit an den hierdurch abgelenkt werdenden Wurzeln erzielt (II, § 72), auf die ferner der Contact mit den Bodentheilchen einen gewissen Einfluss ausübt (II, § 53).

Da eine genügende Dehnung der Wandungen Bedingung für deren Flächenwachsthum ist, so muss nothwendig mit sinkendem Turgor das Wachsthum verlangsamt und endlich zum Stillstand gebracht werden. Eine bis zu einem gewissen Grade gewelkte Pflanze wächst in der That nicht mehr, und insofern der Turgor herabgedrückt wird, verlangsamt lebhafte Transpiration das Wachsen [3]). Ebenso steht erfahrungsgemäss mit Contraction des Protoplasmakörpers, ohne dass zunächst die Pflanze getödtet wird, das Wachsthum stille und wird, ohne dass Contraction erfolgt, verlangsamt mit der Concentration der umgebenden Lösung. So fand de Vries [4]) innerhalb 24 Stunden folgende (aus den Messungen an je 3 Wurzeln abgeleitete) mittlere Zuwachse für die Hauptwurzel des Hühnermais, als diese in Salpeterlösung gestellt wurde von 0,5 Proc. = 22 mm; 1,0 Proc. = 16,5 mm; 1,5 Proc. = 11,5 mm; 2,0 Proc. = 7,0 mm. Zu ähnlichem Resultate führen auch die Erfahrungen an oberirdischen Stengeltheilen, die übrigens zu solchen Versuchen weniger geeignet sind (l. c., p. 54 u. 58).

---

1) Theorie d. Gährung 1879, p. 88. 2) Botan. Centralblatt 1880, p. 419.

3) Vgl. u. a. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 104.

4) Mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 57.

Natürlich hört bei spezifisch verschiedener Senkung des Turgors das Wachsen auf, wie dieses auch einige in Salpeterlösung von de Vries (l. c., p. 54) angestellte Versuche zeigen, in denen schon bei 2,5 oder erst bei 5,0 Procent Salzgehalt ein Stillstand des Wachsens erreicht war. Raulin[1]) sah Aspergillus noch merklich in einer Lösung wachsen, die 37,2 Proc. Zucker und 0,3 Proc. eines Salzgemisches enthielt, und Elfving[2]) beobachtete noch Production von Pollenschläuchen in 40procentiger Zuckerlösung. Ermöglicht ist ein solches Verhalten durch die hohe osmotische Leistung der bezüglichen Zellen, denn trotz der geringeren osmotischen Wirkung des Zuckers wird doch in vielen Pflanzentheilen durch diese Lösungen vollständige Plasmolyse herbeigeführt. Hat die Lösung der Pflanze zugleich Nährstoffe zu liefern, so wird durchgehends in länger fortgesetzten Versuchen bei einer gewissen Concentration die ansehnlichste Production von Pflanzensubstanz zu Tage gefördert werden. Dieses geht auch aus den Versuchen Raulin's und den über Wurzelbildung in wässeriger Nährlösung vorliegenden Erfahrungen hervor (I, p. 83).

Wenn Wurzeln in feuchter Luft langsamer wachsen, als in Wasser, so stimmt das mit dem auf Grund der Turgescenzwirkung zu erwartenden Erfolge überein; dagegen müssen im feuchten Boden begünstigende Factoren gegeben sein, da in diesem die Wurzeln schneller als in Wasser wachsen[3]. Ebenso bringt ein Eintauchen in Wasser an Landpflanzen vielfach eine Hemmung des Wachsens hervor, die wohl wesentlich durch beschränkten Sauerstoffzutritt herbeigeführt wird[4]. Indess bewirkt an Wasserpflanzen ein Aufenthalt an Luft, so weit sich nach den Erfahrungen in der Natur beurtheilen lässt, eine Verlangsamung des Wachsens, und auch an den amphibischen Pflanzen fallen bei den auf dem Land wachsenden Individuen die Internodien durchgehends wesentlich kürzer aus. Eine Förderung des Wachsens durch Wasser kommt dagegen in der Bildung von Schwammgewebe an Stengeln und Wurzeln einiger Pflanzen zum Ausdruck[5].

Der Hemmung des Wachsens durch Wasserarmuth entspricht es auch, dass bei Cultur in wasserarmem Boden die ganze Pflanze, sowie deren Internodien und Blätter kleiner ausfallen, als bei Pflanzen, die aus dem Boden reichlicher Wasser beziehen können[6]. Ein solcher Unterschied wurde auch von Sorauer[7] u. A. beobachtet, als Pflanzen miteinander verglichen wurden, die in trockener,

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 11, p. 277. — Um Contraction in den Hyphen von Penicillium glaucum zu erzielen, bedarf es noch concentrirter Kochsalzlösung.

2) Studien über d. Pollenkörner d. Angiospermen. Separatabz. aus d. Jenaischen Zeitschrift f. Naturwiss. N. F. Bd. 6, p. 11 u. 22.

3) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 414 u. 588.

4) Frank, Beiträge zur Biologie v. Cohn 1872, Bd. 1, Heft 2, p. 78; Wachsthum, Organbildung 1878, p. 18.

5) Rosanoff, Bot. Ztg. 1871, p. 844 (für Desmanthus u. Jussieua citirt). Beobachtungen über Aerenchym [illegible] ebenda 1878, p. 887 über Epilobium [illegible], Lythrum [illegible] [illegible] Bot. Jahresb. 1878, p. 884. [illegible] gehört auch die Bemerkung Stahl's Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Flechten 1877, Heft 2, p. 15 [illegible] in feuchter Luft gehaltenen Endocarpon pusillum.

6) [illegible] Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1863, Bd. 36, p. 491. [illegible] Jahresb. d. Agriculturchem. 1866—68, p. 235. [illegible] Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 2, p. 333. Sorauer, Bot. Ztg. 1878, p. [illegible] Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 896.

7) Bot. Ztg. 1878, p. 1. [illegible] Sitzb. Verhand. d. zool.-bot. Ges. zu Wien 1873, p. 341.

resp. in feuchter Luft gehalten worden waren. Indess bringt eine Wasserarmuth auch anderweitige Gestaltungen zu Wege, die nicht allein einer Hemmung des Wachsens entsprechen und wohl meist in verwickelter Beziehung zu jenen äusseren Veranlassungen stehen. Dahin gehört die durch Wasserarmuth zuweilen beschleunigte Blüthen- und Fruchtbildung von Phanerogamen und Sporenbildung niederer Pilze[1]). Auch zählen hierher die bei Wasserarmuth öfters besonderen Gestaltungen niederer und höherer Pflanzen, die sowohl in äusserer Form, als auch im anatomischen Bau sich zu erkennen geben. Wie übrigens bei relativer Wasserarmuth eine gegenseitige Beeinflussung der wachsenden Organe eine Rolle spielt, lehrt in einfacher Weise die Beobachtung, dass energisch wachsende Theile anderen Theilen Wasser entreissen und auf diese Weise sogar das Absterben der letzteren herbeiführen können (II, § 7). Eine Differenz hinsichtlich der Beeinflussung bietet sich nach Vöchting[2]) auch darin, dass das Auswachsen von Wurzeln durch mangelnde Wasserzufuhr in höherem Grade gehemmt wird, als die Bildung von Wurzelanlagen.

Der thatsächliche Erfolg der Gestaltung steht, wie aus obigen Andeutungen sich ergibt, zu dem Wassergehalt öfters in einem verwickelten Verhältniss, und zudem kommt schon im Experiment, noch mehr in der Natur, sehr gewöhnlich der Erfolg verschiedener äusserer Factoren zum Ausdruck. Da deren Bedeutung für concrete Fälle bis dahin keineswegs tiefer zergliedert wurde, so ist es auch hier nicht geboten, einfach aufzuzählen, wie besondere Gestaltungen von Pflanzen unter dem Einfluss äusserer Verhältnisse entstehen. Hinsichtlich der Wurzeln wurden schon auf p. 83 (Bd. I) einige Mittheilungen gemacht. Eine kurze Erwähnung verdienen ferner Wasserpflanzen, an denen, wie an Nymphaea, Sagittaria, Alisma plantago, im Freien leicht zu beobachten ist, dass in tieferem Wasser die Blattstiele eine ansehnlichere Länge erreichen, eine vortheilhafte Einrichtung, um die Lamina auf oder über den Spiegel des Wassers zu heben. Frank[3]) hat auch durch Experimente gezeigt, dass die Blattstiele von Hydrocharis morsus ranae und Trapa natans länger ausfallen, wenn die jugendlichen Pflanzen tiefer unter Wasser gebracht werden, und dass auf diese Weise bei der letztgenannten Pflanze eine gewisse Streckung der Stengelinternodien erzielt werden kann.

Zur Aufhellung der entscheidenden Ursachen sind Frank's Experimente nicht geeignet, immerhin scheint aus denselben und aus den directen Beobachtungen in der Natur soviel hervorzugehen, dass wesentlich durch Contact der Lamina mit der Luft die Wachsthumshemmung gewonnen wird, welche vermöge Wechselwirkung sich auch auf unterhalb des Wassers bleibende Theile erstreckt. Ob hierbei Transpiration, Sauerstoffzutritt oder eine andere Ursache der entscheidende äussere Factor ist, muss noch dahin gestellt bleiben. Da Frank nach Bedecken der über Wasser getretenen Blattlamina von Hydrocharis ein erneutes Wachsthum des Blattstiels beginnen sah, so dürfte wenigstens nicht die wesentliche Ursache in dem Zuge liegen, den vermöge des Auftriebes die noch submerse Lamina auf den Blattstiel ausübt. Auch hier handelt es sich hinsichtlich der Reactionsfähigkeit um eine spezifische Anpassung, da, wie vorhin mitgetheilt, das Wachsthum der Stengel von Landpflanzen mit dem Eintauchen in Wasser sogar gehemmt werden kann. Der Wasserdruck als solcher dürfte wohl höheren Einfluss nur auf die luftführende Räume enthaltende Pflanze ausüben, da ja in turgescenten Zellen sich immer der übliche osmotische Ueberdruck herstellt. In der That kommen niedere Organismen noch sehr tief unter dem Meeresspiegel vor, und nach Melsens[4]) hielten Hefezellen einen Wasserdruck von 8000 Atmosphären aus.

Angaben über verschiedene Gestaltungen in oder ausserhalb des Wassers gewachsener

---

1) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 28.
2) Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 125 u. 142.
3) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, I, 2, p. 31.
4) Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 831.

Pflanzen finden sich u. a. bei Hofmeister, Allgemeine Morphologie 1868, p. 639; Hildebrand, Bot. Ztg. 1870, p. 1; Askenasy, ebend. 1870, p. 193; H. Hoffmann, ebend. 1877, p. 299. Anatomische Bemerkungen sind ausserdem bei de Bary, Anatomie 1877, p. 639, und bei Schmidt, Beiträge zur Anatomie von Polygonum und Fagopyrum, 1879, gegeben. Ueber die besondere Gestaltung kryptogamischer Gewächse mit Abnahme des Wassergehaltes haben u. a. Cienkowski (Mélanges biologiques t. d. Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1876, Bd. 9, p. 537), Rostafinski und Woronin (Bot. Ztg. 1877, p. 660) für Algen Mittheilung gemacht; das über das Verhalten der Myxomyceten Bekannte ist bei de Bary (Morphologie u. Physiologie d. Flechten u. s. w. 1866, p. 311) nachzusehen. Den Einfluss von Nährlösungen auf die Gestaltung einiger Algen verfolgte Famintzin (Mélang. biolog. Pétersbourg 1871, Bd. 8, p. 226). Weiter sind für Pilze Formänderungen in gährenden Flüssigkeiten bekannt, in denen aber nicht das Wasser allein, sondern die Gährthätigkeit, Säuren, Sauerstoffarmuth u. s. w. verursachende Factoren vorstellen. Diese Umstände wirken auch auf das Protoplasma der Hefezellen, die an der Luft zur Sporenbildung gebracht werden können[1].

Von der Bedeutung des Sauerstoffs für Wachsthum ist Bd. I, § 73 die Rede gewesen.

E. Elektrizität.

§ 37. Trotz zahlreicher, schon in älterer Zeit begonnener Versuche ist über den Einfluss der Elektrizität auf Wachsthum nichts Brauchbares bekannt. Ansehnliche Wirkungen dürften (wenn überhaupt) constante Ströme nicht hervorbringen und stärkere Entladungen scheinen wie mechanische Erschütterungen zu influiren[2]. Durch elektrolytische Zerlegung der Salze einer Nährlösung können allerdings genügend starke constante Ströme, eben durch Herstellung eines ungeeigneten Mediums, die Entwicklung von Spaltpilzen hemmen und selbst deren Tod herbeiführen. Dem entsprechend lassen die chemisch nur wenig wirksameren Inductionsströme keine merkliche Einwirkung auf die Entwicklung der in Nährlösung gehaltenen Spaltpilze erkennen[3].

Die kritiklosen Versuche Grandeau's[4], die einen Einfluss atmosphärischer Elektrizität auf das Wachsen darthun sollen, verdienen keine Beachtung, und fanden in von Naudin angestellten Experimenten keine Bestätigung.

Experimente, aus denen hinsichtlich der Wirkung des Magnetismus auf die Pflanzen etwas gefolgert werden könnte, gibt es nicht, denn die beiläufig von Cisielski[5] und von Reinke[6] angestellten Versuche sind ohne Bedeutung.

Abschnitt IV. Wachsthumserfolge durch Correlation und Induction.

§ 38. Die Wechselwirkung der einzelnen Glieder und Bausteine des Organismus spielt in der Gesammtthätigkeit, somit auch in Wachsthum und Gestal-

---

1) Vgl. Brefeld, Flora 1873, p. 391, u. Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 291; Rees, Unters. über d. Alkoholgährungspilze 1870, p. 44; Müntz, Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 91.

2) Humboldt in Ingenhousz, Ernährung d. Pflanzen 1798, p. 42. — Aeltere Lit. findet sich bei Treviranus, Physiologie, Bd. 2, p. 709; de Candolle, Physiolog. végétale, Bd. 3, p. 1088; Nobbe, Samenkunde 1876, p. 252; Celi, Annal. d. chim. et d. physique 1878, V sér., Bd. 15, p. 280.

3) Cohn u. Mendelssohn, in Cohn's Beiträgen zur Biologie 1879, III, 1, p. 141.

4) Annal. d. chim. et d. physique 1879, V sér., Bd. 16, p. 145.

5) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. I, 2, p. 6.

6) Bot. Ztg. 1876, p. 133.

tung der Pflanze und ihrer Theile eine bedeutungsvolle Rolle. Die Architektonik der Pflanze zeigt ohne weiteres Relationen zwischen den Theilen des Ganzen an. So sind u. a. Ursprungsort und Qualität der Neubildungen vom mütterlichen Organismus abhängig, und mit Bezug auf diesen sind Spitze und Basis der Aeste, sowie Ober- und Unterseite dorsiventraler Blätter orientirt. Ebenso bildet sich an fortwachsenden Pflanzengliedern die Gestaltung in Abhängigkeit von dem Bestehenden aus, und gleichsinnig wie an diesem wird beispielsweise an den Neuzuwachsen von Selaginella, Marchantia u. a. Ober- und Unterseite aus dem Urmeristem differenzirt. Für solche Differenzirung sind freilich innere Wechselwirkungen nicht immer entscheidend, vielmehr gibt es auch Beispiele, in denen für dorsiventrale Ausbildung äussere Eingriffe maassgebend werden, die also hier mit Bezug auf die räumliche Orientirung von Ober- und Unterseite Erfolge erzielen, welche in anderen Fällen von der Correlation der Glieder des Ganzen abhängen. Solche Erfolge äusserer Einwirkungen, die im folgenden Paragraphen näher besprochen werden, nehmen ein besonderes Interesse deshalb in Anspruch, weil bei denselben in einem bestimmbaren äusseren Agens die veranlassende Ursache gegeben ist, welche da nicht näher zu präcisiren ist, wo sie unbekannten Wechselwirkungen im lebendigen Organismus entspringt.

Aufgabe der Forschung wird es freilich immer bleiben, die inneren, somit auch die aus der Wechselwirkung entspringenden Ursachen auf die maassgebenden Faktoren zurückzuführen, und bei der Wechselwirkung von Theilen des Ganzen kommen die veranlassenden Ursachen, wie schon p. 4 in Bd. I hervorgehoben, von Aussen, wenn auch von lebendigen Organen. In manchen Fällen ist auch die Art der gegenseitigen Beeinflussung näher zu präcisiren und auf die bestimmenden Ursachen zurückzuführen, während eine causale Erklärung in sehr vielen Fällen nicht vorliegt, in denen eine Correlation sich als Thatsache im Erfolg ausspricht. In letzterem Falle kann auf die nackte Schilderung der Thatsachen nicht weiter eingegangen werden, Beispiele aber, in denen ein causales Verständniss bis zu einem gewissen Grade angebahnt ist, sind zumeist in anderen Kapiteln dieses Buches berührt oder näher besprochen worden (vgl. I, § 62). Die Wachsthumsmechanik basirt im Grunde genommen auf den Wechselwirkungen der Theile einer Zelle, resp. des Organismus, und mit dem Verband der Gewebe sind u. a. vermöge der Gewebespannung für den Wachsthumsverlauf bedeutungsvolle Faktoren gegeben.

Mit der Lockerung des Gewebeverbandes, also auch bei Verletzungen, treten demgemäss auch Wachsthumsvorgänge zu Tage, die indess nur theilweise als durch die Aufhebung der bisherigen mechanischen Hemmung verursachte Erfolge angesprochen werden können. Denn wenn z. B. durch eine Verletzung von der Wundstelle entfernte Knospen oder Wurzelanlagen zum Austreiben gebracht werden, und wenn ein junger Seitenast nunmehr durch Aufwärtswendung den decapitirten Hauptstamm ersetzt, so sind das Rückwirkungen besonderer Art, zu denen allerdings die Verwundung die Veranlassung wurde. Uebrigens ist schon in der Einleitung (p. 8, Bd. I) allgemein hervorgehoben worden, wie und warum eine Verletzung und Isolirung der Glieder einer Pflanze die Thätigkeit der nun der bisherigen Wechselwirkung entzogenen Theile in neue Bahnen lenken kann.

Mit dem Entwicklungsgang ist die Thätigkeit der einzelnen Theile des Ganzen und damit auch die zwischen diesen bestehende Correlation variabel, und ebenso ist diese auch dann veränderlich, wenn durch einen äusseren Eingriff die Thätigkeit eines Organes in andere Bahnen gelenkt wird. Damit erklärt sich auch im Allgemeinen, warum äussere Agentien öfters nicht allein in den unmittelbar betroffenen Organen, sondern auch in mehr oder weniger entfernt liegenden Gliedern einen bemerklichen Erfolg erzielen. Die Verkettung kann natürlich im Näheren eine sehr verschiedene sein, und in jedem einzelnen Falle wird die besondere Art des Zusammenhanges zu ermitteln sein, der sowohl durch mechanische als auch durch auslösende Ursachen oder durch Combinationen beider hergestellt sein kann. Es ist eben auch nur ein besonderer Fall dieser ausgedehnten Wechselwirkungen, dass die Reactionsfähigkeit eines Organes modificirt wird, wie das u. a. bei Ersatz des Hauptstammes der Fall ist, indem hier durch verstärkten Geotropismus der jugendliche Seitenast sich vertikal aufwärts wendet.

Im Obigen sollte nur das Wesen und die Bedeutung der Correlationen im Allgemeinen angedeutet werden, ohne dass eine Darstellung aller in Betracht zu ziehenden Eventualitäten beabsichtigt war. Ueberhaupt kann bei der derzeitigen Sachlage eine auf causales Verständniss hinzielende physiologische Behandlung der Wechselwirkungen nur Fragmente liefern. Ausser den in anderen Paragraphen behandelten Thatsachen sei hier nur beiläufig auf einige Beispiele von correlativem Wachsthum hingewiesen, für welches die innere Verkettung von Ursache und Wirkung nicht näher bekannt ist. Dahin gehört unter anderem die von der Entwicklung des Embryos bei vielen Pflanzen abhängige Fortbildung der Fruchttheile[1]. Das Austreiben von Knospen in Folge von Decapitiren ist schon Bd. II, p. 109 besprochen (vgl. auch II, § 69). Aus den mitgetheilten Thatsachen und aus den Beobachtungen Göbel's[2] geht hervor, dass auch durch Entfernung nicht mehr wachsender Triebe derartige Wachsthumsvorgänge erzielt werden. Auch ist Bd. II, p. 109, schon mitgetheilt, dass durch Decapitiren die Bildung der Knospenschuppen verhindert werden kann. Ferner ist bekannt, dass statt der Niederblätter Laubblätter entstehen, wenn bei gewissen Pflanzen die im Boden befindlichen Rhizome veranlasst werden, als Laubsprosse über den Boden zu treten. Auch solches kann öfters durch ein Wegschneiden oberirdischer Theile veranlasst werden (vgl. II, § 69). Die mit Entfernung des Hauptblattes ansehnlichere Entwicklung der Stipulae gehört gleichfalls hierher[3], und Bd. II, p. 142 ist mitgetheilt, wie lebhaftes Wachsthum des hypocotylen Gliedes das Wachsthum der Samenlappen beeinflussen kann. Dass eine sonst nicht blühende Kartoffelart durch Verhinderung der Knollenbildung zum Blühen gebracht wurde[4], mag endlich noch als eines der vielen Beispiele genannt sein, in welchem die üppige Entwicklung eines Organes die Ausbildung eines anderen Organes benachtheiligt.

Zur Beleuchtung der Wechselwirkungen sind ferner die Fälle beachtenswerth, in welchen Vereinigung fremdartiger Organismen einen Einfluss auf Wachsthum und Gestaltung hat. Beispiele dieser Art sind mehrfach für von parasitischen Pilzen befallene Pflanzen und für symbiotisches Zusammenwirken von Algen und Pilzen oder für andere Vereinigungen bekannt[5], und auch die durch thierische Organismen veranlassten Gallenbildungen können wir hier anführen[6]. Die Bildung der letzteren ist jedenfalls nicht schlechthin von der Ver-

1) Vgl. dazu Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 634; Reinke, Nachrichten d. Ges. d. Wissenschaft. zu Göttingen 1878, p. 473. Es gilt dieses auch für die Fälle, in denen, wie bei Caelebogyne u. s. w., ohne Befruchtung Adventivkeime entstehen.

2) Bot. Ztg. 1880, p. 840. 3) Göbel, l. c., p. 838.

4) Knight, in Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1811, p. 213.

5) Vgl. de Bary, Die Erscheinung d. Symbiose 1879, p. 27 u. s. w. Auch Hofmeister, Allgem. Morpholog. 1868, p. 638.

6) Vgl. Hofmeister, l. c., p. 634. Auch de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 166; Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 519.

letzung abhängig, da eine solche keine Gallen bildet, und die spezifische Gestaltung dieser auf bestimmten Pflanzen zeigt jedenfalls eine Wechselwirkung der beiden betheiligten Organismen an. Ueber die spezifische Art dieser Wachsthumsreize und noch weniger über die Ursachen, die zu bestimmter Gestaltung führen, ist nichts Näheres bekannt. Es gilt dieses ebenso hinsichtlich der besonderen Erfolge in der Gestaltung, die bei Vereinigung zweier vegetabilischen Organismen erreicht wird. Für die Pfropfhybriden ist ja eben auch nur ihre Existenz als Thatsache ermittelt (I, § 62), und die Gründe lassen sich nicht näher bezeichnen, warum nicht alle wachsthumsfähigen Gewebe miteinander verwachsen und welcher besonderer Wechselbeziehungen es bedarf, um einen angewachsenen Impfling zu erhalten.

Die Induction spezifischer Gestaltung.

§ 39. In verschiedenen Paragraphen sind Beispiele mitgetheilt, dass die Gestaltung der Pflanze nach Ausmaass äusserer Verhältnisse mehr oder weniger weitgehende Abweichungen bietet, und ganz spurlos geht in dieser Hinsicht wohl keine das Wachsthum beeinflussende Constellation äusserer Verhältnisse an der Pflanze vorüber. Es liegt indess nicht in der Absicht, eine ausgedehnte und zusammenhängende Schilderung thatsächlich erzielbarer formeller Differenzen zu geben, und an dieser Stelle soll nur gezeigt werden, dass auch für dorsiventrale und verticibasale Ausbildung äussere Eingriffe entscheidend werden können.

Die bis dahin bekannten, keineswegs zahlreichen Beispiele lassen wesentliche und im Allgemeinen doch nur graduelle Unterschiede erkennen. Während nämlich in einigen Fällen die in einem gewissen Entwicklungszustand inducirte Bilateralität fortwirkend wie eine inhärente Ursache ist, und Neuzuwachse in Abhängigkeit von den einst inducirten Symmetrieverhältnissen sich gestalten (stabile Induction) erstreckt sich in andern Fällen die Induction nur auf die unmittelbar beeinflussten Theile (locale Induction), so dass z. B. die Dorsiventralität in den Neuzuwachsen gerade umgekehrt werden kann, wenn die veranlassenden äusseren Ursachen in entsprechender Weise auf die zuwachsenden Stücke während ihrer Ausbildung influiren. Zwischen beiden Extremen bestehen aber Zwischenstufen, indem die inducirte Dorsiventralität eine gewisse richtende Einwirkung auf die Neuzuwachse geltend macht, ohne indess verhindern zu können, dass mit verändertem Angriff der äussern Agentien allmählich die Dorsiventralität umgewendet wird. Demgemäss kann bei localer Induction, wenn eine solche Umwendung herbeigeführt wird, in der Fortsetzung eines Organes die Oberseite die Beschaffenheit der bisherigen Unterseite annehmen und umgekehrt, und um ein Beispiel zu nennen, kann an den Neuzuwachsen eines Farnprothalliums diejenige Seite Rhizoiden und Geschlechtsorgane tragen, welche als Oberseite in den älteren Partien frei von diesen Producten blieb und bleibt.

In den genannten und in anderen Fällen localer Induction wird aber den beeinflussten Theilen in einem zuweilen schon sehr frühen Entwicklungsstadium eine innere Disposition aufgedrängt, vermöge deren sie sich nun, dem früheren Eingriff entsprechend, dorsiventral ausbilden, auch wenn die Einwirkung der äusseren Agentien aufhört oder die neue Constellation dieser einen gerade entgegengesetzten Erfolg anstrebt. Darin unterscheiden sich also diese Inductionen

von den localen Wirkungen, die nur so lange fortdauern, [illegible] Einfluss äusserer Factoren gegeben ist. Indess ist dieser Unterschied [illegible] ein gradueller, denn schliesslich wird jeder Wachsthumsvorgang fixirt, wenn erst in einem weiter vorgeschrittenen Entwicklungszustand die veranlassenden Ursachen [illegible] werden, und [illegible] von gewisser Dauer machen sich auch den verschiedensten äusseren Einwirkungen bemerklich. Das Wesen der bilateralen Ausbildung, sowohl der morphologischen als physiologischen, bietet aber jedenfalls graduelle Abstufungen, wie aus den noch anzuführenden Beispielen zu ersehen ist.

So weit bekannt, finden in den Objecten, für welche dorsiventrale Ausbildung keine innere Nothwendigkeit ist, nur solche Inductionen statt, während bei inhärenter inductiver Dorsiventralität resp. Verticalität aus inneren Ursachen entstehen und den äusseren Agentien nur eine [illegible] Wirkung zufällt. Wohl möglich ist es, dass dieser Satz, dessen nähere Begründung aus dem vorliegenden Material ich unterlasse, mit Erweiterung unserer Kenntnisse als nicht allgemein gültig erkannt werden.

Ein schönes Beispiel für inhärente Induction liefert Marchantia polymorpha[1]. Die sehr ausgebildete Dorsiventralität lässt sich an dem Thallus dieser Pflanze nicht umwenden, ebenso nicht an den Seitensprossen, deren morphologische Orientirung durchaus von dem Muttersprosse bestimmt wird. Dagegen sind die Brutknospen dieser Pflanze nicht dorsiventral, ebenso nicht die in den opponirten Buchten befindlichen Sprossanlagen[2]. Letztere werden aber, wie ich zeigte, mit der Entwicklung dorsiventral, und zwar entwickelt sich die stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite. Diese orientirende Wirkung des Lichtes hat schon 2 bis 3 Tage nach der Aussaat und noch ehe anatomische Differenzen in dem Gewebe des noch sehr kleinen Sprosses bemerklich sind, unveränderlich die Dorsiventralität bestimmt.

In analoger Weise inducirt nach Leitgeb[3] Beleuchtung die Bilateralität in die aus Sporen entstehenden Sprosse von Marchantia und ebenso in die von Duvallia, Grimaldia und anderen Marchantiaceen. Da nun auch die Brutknospen von Lunularia nach Leitgeb[4] sich wie die von Marchantia verhalten, so scheint in diesen Lebermoosen Beleuchtung immer dann die Dorsiventralität orientirend zu bestimmen, wenn die Entwicklung mit einem noch nicht dorsiventralen Ausgangspunkt anhebt und dieser nicht mit einem dorsiventralen Thallus verknüpft ist, wenigstens werden an den Seitensprossen Ober- und Unterseite wie am mütterlichen Thallom orientirt. Vielleicht gelten diese oder ähnliche Beziehungen auch für andere laubige und beblätterte Lebermoose und für bilaterale Laubmoose,

---

1 Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 77. Hier ist Näheres nachzusehen. Die Verhältnisse wurden theilweise von Mirbel erkannt, der indess übersah, dass den Brutknospen selbst nicht Bilateralität inducirt wird und auch die maassgebenden äusseren Factoren nicht präcisirte. Vgl. II, § 74.

2 Abbildungen siehe bei Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 341.

3 Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht, 1876, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 74, Abth. 1.

4 Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen 1875, p. 13. Separatabz. aus Nov. act. d. Leopoldin. Academie, Bd. 37.

doch sind entscheidende Untersuchungen noch nicht ausgeführt[1]). Dass in dem beblätterten Lebermoose Calypogeia trichomanes wie in Marchantia die Dorsiventralität streng inhärent ist, ergibt sich aus den von mir angestellten Versuchen[2]).

Ein markirter Gegensatz zwischen Spitze und Basis ist bekanntlich, abgesehen von gewissen niederen Pflanzen, allgemein, selbst an einzelligen Objecten, wie an Mucor, gegeben[3]), und an den Seitensprossungen ist die Basis stets mit Bezug auf den Ursprungsort definirt. So bestimmt auch schon die Anheftungsstelle der Eizelle im Embryosack der Phanerogamen die Orientirung von Wurzel und Stammspitze, und in den Schwärmsporen von Oedogonium, Ulothrix u. a., die mit ihrem hyalinen Ende sich festsetzen, ist eben hiermit die Basis angezeigt. Dagegen möchte es wahrscheinlicher dünken, dass in der eines Keimfleckes entbehrenden Eizelle von Fucus durch äussere Einflüsse die Verticibasalität inducirt wird, und vielleicht lässt sich an manchen keimenden Sporen niederer Gewächse Aehnliches constatiren. Einen gewissen orientirenden Einfluss hat Leitgeb[4]) für den Embryo von Marsilia quadrifolia nachgewiesen. Von den 2 Hälften, in welche die Eizelle durch die erste Theilungswand zerfällt, bildet immer die nach dem Innern der Spore gewandte Hälfte Fuss und Stamm, während die nach dem Archegoniumhals schauende Hälfte Blatt und Wurzel producirt. Wird aber die Spore und somit die Archegoniumachse horizontal gestellt, so entspringt immer die Wurzel aus einem erdwärts, der Stamm aus einem zenithwärts gewandten Quadranten. Innerhalb der ersten Theilhälfte der Eizelle bestimmt also die Schwerkraft den Ursprungsort der Wurzel, resp. des Stammes. Dagegen konnte Leitgeb[5]) an einem untersuchten Farnkraut, an Ceratopteris thalictroides, keinen Einfluss äusserer Kräfte auf die Orientirung des Embryos in dem Archegonium entdecken.

Eine nur locale Induction erfahren, wie schon bemerkt, die entschieden dorsiventral gebauten und mit Bezug auf die Reactionsfähigkeit von Ober- und Unterseite anisotropen Prothallien von Farnkräutern[6]). Die stärkst beleuchtete Seite wird hier immer zur morphologischen Oberseite, und bei Beleuchtung von unten können deshalb auch Rhizoiden und Geschlechtsorgane auf der zenithwärts gewandten Prothalliumfläche entstehen. Die Dorsiventralität ist übrigens in den beeinflussten Partien, von einem gewissen Alter ab, inhärent, ob aber

---

1) Vgl. Leitgeb, Zur Kenntniss d. Wachsthums von Fissidens 1874, p. 19, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 69, Abth. 1; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 257.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 94.

3) Vgl. Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 12.

4) Zur Embryologie d. Farne, 1878, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. I, p. 222.

5) Studien über Entwicklung d. Farne, 1879, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 80, Abth. 1, p. 201.

6) Leitgeb, Flora 1877, p. 174, u. 1879, p. 317; Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 80, Abth. I, p. 201. — Nach den exacten Untersuchungen Leitgeb's ist die Annahme Bauke's, die Schwerkraft inducire die Dorsiventralität, jedenfalls irrig. Einen bis zu einem gewissen Grad wirksamen Factor mag immerhin die Schwerkraft abgeben. Bauke's Arbeiten finden sich in: Bot. Ztg. 1878, p. 771; Flora 1879, p. 44, u. Sitzungsb. d. Brandenb. Bot. Vereins 1879, p. 121. Prantl (Bot. Ztg. 1879, p. 697) bestätigt die Erfahrungen Leitgeb's.

eine solche nothwendig ausgebildet werden muss, lassen die bisherigen Erfahrungen nicht entscheiden, machen es aber eher unwahrscheinlich. Die eben aus Sporen hervorgehenden Prothallien sind nach Leitgeb noch nicht dorsiventral und stellen sich durch geotropische Wendung senkrecht aufwärts.

Ausgezeichnete Beispiele von localer Induction hat Frank für verschiedene Coniferen kennen gelernt. Bekanntlich sind die Seitenäste von Taxus baccata, Abies canadensis u. a. mehr oder weniger zweizeilig beblättert, und ihre Anisotropie gibt sich darin zu erkennen, dass sie umgewandt in Folge geotropischer u. s. w. Wirkung durch Wendungen in die alte Lage zurückkehren. Wird aber der Zweig vor dem Austreiben der Winterknospen in einer andern Lage festgehalten, so wird die Bilateralität in der dieser Lage entsprechenden Weise inducirt, und zwar ist diese Induction nach geringer Entwicklung der Triebe vollbracht, so dass nunmehr nach einer Umkehrung diese Jahrestriebe in die beim Austreiben gegenüber der Lothlinie innegehabte Orientirung zurückstreben. Die Schwerkraft bestimmt hier (wenigstens jedenfalls wesentlich) die Induction, und wenn die vorjährigen Triebe gerade um 180° gedreht festgehalten wurden, wird der vorjährige Zuwachs seine fixirte Unterseite, der diesjährige seine Oberseite dem Zenith zukehren [1]).

Eine Drehung in den noch nicht inducirten Knospen der genannten Coniferen findet nicht statt; dieses gibt sich auch in der Gestaltung der Nadeln kund. Es besteht nämlich eine Anisophyllie, vermöge welcher normalerweise die Grösse der zweizeilig geordneten Nadeln von der Bauchseite zur Rückenseite des Zweiges abnimmt; dieses Verhältniss ist aber, wie Frank bemerkte, umgekehrt, wenn Knospen im Frühjahr in um 180° gedrehter Lage zum Austreiben gebracht wurden. Dabei hat indess die Grössendifferenz der Nadeln an solchen Trieben sich verringert, und thatsächlich handelt es sich wieder um nur eine, jedoch schon frühzeitiger erzielte, gleichfalls von der Schwerkraft abhängige Induction. Denn Kny [2]) fand an den um 180° gedrehten Zweigen die jetzt zenithwärts stehenden Nadeln des nächsten Frühjahrstriebes noch relativ gross, dagegen boten die nächstjährigen Triebe die gewöhnliche Anisophyllie (bei der also die zenithwärts sehenden Nadeln relativ klein sind), als die Zweige mittlerweile die mit der ersten Umwendung erzielte Lage behalten hatten. Offenbar war also den im ersten Versuchsjahre entwickelten Nadeln schon die bezügliche Anisophyllie inducirt, und dieses wird vollständig verständlich, wenn man beachtet, dass schon im Laufe des Sommers die im nächsten Jahre zu entfaltenden Blätter angelegt werden, die Versuchszweige also erst im zweiten Jahre des angestellten Experiments Blätter entwickelten, welche in der durch Umwenden hergestellten Lage auch angelegt waren.

Bei Thuja occidentalis (und ähnliche Cupressineen mögen sich wohl analog verhalten) sind die Aeste gleichfalls wie bei Taxus anisotrop, zugleich aber wird hier nach Frank [3]) durch Beleuchtung eine dorsiventrale Ausbildung der Blätter herbeigeführt, während bei Taxus, Abies u. s. w. Ober- und Unterseite der Blätter mit Bezug auf den erzeugenden Ast ausgebildet wird. Die Seitenäste

---

1) Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 880; Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 22.

2) Bot. Ztg. 1873, p. 434. 3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 147.

von Thuja sind bekanntlich streng in einer Ebene verzweigt. Die schuppenförmigen, angepressten Blätter bilden an den platt gedrückten Zweiglein 4 Zeilen, von denen je eine nach oben und unten schaut (Facialblätter), während jede Kante von einer Reihe kielförmig reitender Blätter (Marginalblätter) besetzt ist, deren eine Hälfte demgemäss auf die Oberseite, deren andere Hälfte auf die Unterseite zu liegen kommt. Ein Querschnitt durch ein solches Zweiglein bietet ähnliche anatomische Differenzen wie ein bifaciales Blatt, so dass der Regel nach nur die nach unten gewandten morphologischen Rückenflächen, an den Marginalblättern also nur je eine Blatthälfte Spaltöffnungen führen und übrigens ähnliche anatomische Differenzen im inneren Bau hervortreten, wie an ausgesprochen bifacialen Blättern.

Diese anatomischen Unterschiede entspringen indess nach Frank durchaus localer Induction, die jedenfalls wesentlich von der Beleuchtung in der Weise abhängig ist, dass die relativ stärker beleuchtete Seite sich zur Unterseite ausbildet. Demgemäss konnte auch Frank erzielen (indem er im Freien die Zweige in umgekehrter Lage festhielt oder auch nur deren Oberseite mit einem schwarzen Tuch bedeckte), dass an den Neuzuwachsen Ober- und Unterseite gerade entgegengesetzt orientirt waren, als an den älteren Partien. Die nur locale Induction trat dabei schlagend hervor, und die sofortige Wirkung der neuen Aussenverhältnisse machte sich an den beim Umkehren schon vorhandenen Blattanlagen darin bemerklich, dass an ihnen die anatomische Differenz mehr oder weniger verwischt war. Ferner nahmen sogar die basalen Partien desselben Blattes eine den durch Umwendung erzielten Verhältnissen mehr entsprechende Ausbildung an, was sich eben daraus erklärt, dass diese Zonen der basipetalen Entwicklung halber sich in einem weniger fortgeschrittenen Entwicklungsstadium befanden und die Dorsiventralität demgemäss zur Zeit der Umkehrung weniger nachhaltig inducirt war.

Uebrigens scheint die Ausbildung der anatomischen Differenz bei Thuja zu unterbleiben, wenn in äusseren Einwirkungen keine Ursache dafür gegeben ist. Ob es einer solchen bedarf, um die Seitenzweige von Taxus und Abies bilateral zu machen, ist noch zu entscheiden. Jedenfalls geht Dorsiventralität und Anisotropie verloren, wenn ein Seitentrieb den Hauptstamm ersetzt, doch kommen bei diesem durch Decapitiren erzielten Erfolge innere Wechselwirkungen vielleicht entscheidend in Betracht[1]. Immerhin ist es wohl möglich, dass schon an manchen Coniferen die zwangsweise Entwicklung in verticaler Lage die Ausbildung der Bilateralität der Seitenzweige verhindern kann[2].

Die Coniferen dürften überhaupt geeignete Objecte liefern, um die Bedeutung innerer Wechselwirkungen auf die morphologische Ausbildung von Producten des Mutterorganes zu verfolgen. Interessant sind in dieser Hinsicht auch die Erfahrungen an Stecklingen von Cupressineen. Werden zu diesen die üblichen flächenförmigen Auszweigungen genommen, so wachsen dieselben in der bisherigen Gestaltung fort[3], das Gleiche thun aber auch die allseitig

1) Vgl. für andere Pflanzen Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 817.

2) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 281.

3) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 22. Vgl. dazu Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 183, Anmerkg.

gleichmässig mit abstehenden Nadeln besetzten Seitentriebe, die an den Keimpflanzen von Thuja, Chamaecyparis, Biota erscheinen[1]. Die so fixirten, habituell an Juniperus-Arten erinnernden Formen sind in den Gärten als Retinispora bekannt. An solchen Exemplaren bilden sich gelegentlich, jedoch keineswegs immer mit höherem Alter, einzelne Zweige zu den flächenförmigen Verzweigungssystemen um. In den fraglichen, von der Mutterpflanze getrennten, allseitig beblätterten Seitentrieben kommen also nicht oder nur vereinzelt die Constellationen zur Ausbildung, welche den neu entstehenden Seitentrieben an der Keimpflanze, von einem gewissen Entwicklungsstadium ab, den bilateralen Character aufdrängen.

Noch leichter umwendbar als bei den Nadelhölzern ist nach Sachs[2] die den Sprossen von Epheu durch Beleuchtung inducirte Bilateralität, welche sich übrigens in dorsiventralem Bau und in Reactionsfähigkeit zu erkennen gibt. Bei den Sprossen von Tropaeolum majus erstreckt sich die Induction wesentlich darauf, dass die ohnedies radiär bleibenden Stengel im Dauerzustand die Lage bewahren, welche sie während der Ausbildung unter dem Einfluss äusserer Agentien inne hatten[3], und ein solches Verhältniss trifft schliesslich in allen Fällen zu, in denen bestimmte Gestaltungen und Richtungsverhältnisse in Abhängigkeit von äusseren Einflüssen sich ausbilden. Ohne hier noch besondere Beispiele anzuführen, ist doch mit dem Gesagten die graduelle Abstufung der localen Induction zur Genüge gekennzeichnet.

Wie der durch den Einfluss eines Magneten inducirte Magnetismus in weichem Eisen mit Aufhören der veranlassenden Ursache schnell verschwindet, in anderen Eisensorten sich schon länger erhält und im Stahl dauernd werden kann, so verhalten sich auch die Pflanzen hinsichtlich der Nachhaltigkeit der Induction spezifisch verschieden. Selbst wo die Bilateralität dem Experimentator inhärent entgegentritt, ist immer noch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, dass durch besondere Constellationen oder durch lange Zeit fortgesetzte Einwirkungen zu erreichen ist, was eine zeitlich beschränkte Versuchsanstellung nicht vermag. Auch hinsichtlich der Nachwirkung der Tages- und Jahresperiode sind wir ja ähnlichen Verhältnissen und Fragen begegnet.

Im Lichte solcher Erwägungen müssen alle bezüglichen Fälle betrachtet werden, und aus den bekannten Thatsachen können wir so viel ableiten, dass eben in jedem concreten Fall nur die Erfahrung, nicht aber die Grösse des dorsiventralen Gegensatzes darüber ein Urtheil gestattet, ob es sich um inhärente oder um durch Aussenkräfte inducirte Bilateralität handelt. Jedenfalls ist in den in Abhängigkeit vom Licht dorsiventral ausgebildeten Sprossen von Thuja der anatomische Unterschied zwischen Licht- und Schattenseite viel grösser als in gar vielen Blättern, deren Ober- und Unterseite aus inhärenten Ursachen in bestimmter Orientirung zum Mutterspross sich ausbildet.

Die ausgedehnte Behandlung der einzelnen einschlagenden Fälle gehört mehr in das Gebiet der Morphologie als einer allgemeinen Physiologie, der es um Darlegung des Wesens der Sache zu thun ist. Zudem sind die ziemlich

---

1) Beissner, Gartenflora 1879, p. 109; Hochstetter, ebenda 1879, p. 362. Die Richtigkeit dieser Angaben kann ich bestätigen.

2) L. c., p. 257. 3) Sachs, l. c., p. 271.

zahlreichen Thatsachen, die sich hier anreihen würden, zumeist noch nicht so gesichtet und studirt, um entscheiden zu können, wo inhärente Ursachen oder fortwirkende resp. locale Induction vorliegt, oder ob es sich vielleicht nur um Fixirung eines Erfolges äusserer Agentien durch Uebergang in Dauergewebe handelt. Das aber scheint aus den bekannten Fällen hervorzugehen, dass auch, wenn innere Ursachen maassgebend sind, doch äussere Agentien, insbesondere Licht und Schwerkraft, je nach der Art der Einwirkung, die bilateralen Gegensätze bis zu einem gewissen Grad zu steigern oder zu verringern vermögen.

Im Gegensatz zu Taxus und Abies ist die Bilateralität der anisotropen (und plagiotropen, d. h. sich in einen Winkel gegen Lothlinie und Lichtrichtung stellenden) Zweige von Tilia, Carpinus, Ulmus von innern Ursachen abhängig. Es geht dieses aus den Experimenten Frank's[1]) hervor und folgt auch für noch andere Laubholzarten aus der von Sachs[2]) betonten verschiedenen Orientirung des Hauptschnittes in End- und Seitenknospen, vermöge welcher letztere mit der Entfaltung eine Drehung um ihre Achse ausführen müssen. Auch an Selaginella[3]) und an Lemna[4]) lässt sich die Bilateralität der Triebe nicht umwenden. Gleiches gilt nach Wiesner[5]) für Goldfussia anisophylla, während nach unserem Autor die aufrechten Zweige von Goldfussia isophylla Anisophyllie ausbilden, wenn sie gezwungen werden, in horizontaler Richtung fortzuwachsen. Uebrigens scheint an Laubhölzern eine Neigung der Aeste gegen die Verticale vielfach dahin zu wirken, dass die auf der Unterseite der Zweige entspringenden Blätter grösser ausfallen als die Blätter der Oberseite[6]). Auch die beiden Blatthälften scheinen nach Wiesner (l. c., p. 383) unter dem Einfluss der Schwerkraft eine gewisse Grössendifferenz ausbilden zu können, doch entstehen die asymmetrischen Blattformen von Begonia und andern Pflanzen sicher aus inneren Ursachen[7]). Beispiele für Induction mögen wohl die symmetrisch ausgebildeten Laubmooskapseln bieten[8]), und die Beobachtungen Stahl's[9]) an Endocarpon zeigen einen bemerkenswerthen Einfluss einseitiger Beleuchtung auf die Gestaltung dieser Flechte.

Der Gegensatz zwischen Spitze und Basis wird gleichfalls nach obigen Gesichtspunkten zu beurtheilen sein. An manchen niederen Organismen wird gewiss, im Sinne der localen Induction, eine Umwendung möglich sein, da zwischen den frei schwimmenden Fäden einer Spirogyra, die einen Gegensatz zwischen Spitze und Basis nicht bieten, und festsitzenden Algen, an denen ein solcher mehr oder weniger deutlich hervortritt, graduelle Abstufungen bestehen. Einen Uebergang der Wurzelspitze in eine sich beblätternde und auf-

1) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 34.

2) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 212. Näheres ist hier nachzusehen, wo auch auf Irrthümer und Beobachtungsfehler Hofmeister's hingewiesen ist, dessen Angaben ich hier nicht weiter berücksichtige.

3) Pfeffer, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1871, Bd. 1, p. 94.

4) Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 185.

5) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1868, Bd. 58, Abth. 1, p. 382.

6) Wiesner, l. c., p. 369; Frank, Bot. Ztg. 1868, p. 873, u. Jahrb. f. wiss. Bot., l. c., p. 153. Ueber ungleiches Dickenwachsthum des Holzkörpers schiefstehender Aeste vgl. II, § 71.

7) Vgl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 213.

8) Vgl. Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 197.

9) Beiträge z. Entwicklungsgesch. d. Flechten 1877, Heft 2, p. 18.

wärts wachsende Stammspitze ist ferner für Neottia nidus avis [illegible], Anthurium longifolium [illegible] und Selaginella [illegible] bekannt. Bei letzterer Pflanze scheinen auch äussere Ursachen wenigstens einen begünstigenden Anstoss zu geben, während bei Neottia diese Vertauschung von Spitze und Basis normal ins Leben tritt. Eine solche Ueberführung durch äussere Kräfte ist bis dahin nicht gelungen, und ausgebildete Stengeltheile und Wurzeln sind nach dem Umkehren offenbar wenig geeignet, um Communication und Correlation zwischen Wurzeln resp. Trieben normal zu unterhalten, die an umgekehrt eingesetzten Pflanzen [illegible] an der in dem Boden befindlichen morphologischen Spitze, resp. die Triebe an der in Luft befindlichen Wurzeln als Neubildungen entstanden.

In der That macht sich an Stengel- und Wurzelstücken, wie aus Vöchting's [illegible] Näheren hervorgeht, ein Unterschied zwischen [illegible]

[illegible]

Wurzelstücken auf. An manchen Pflanzen, wie an Zweigen von Weide, Sambucus u. a., an Wurzeln von Populus, Ulmus, hat die Abwärtswendung des normal zenithwärts gerichteten akroskopen Endes gewöhnlich keinen hervorragenden Einfluss auf die Productionsthätigkeit. Ein solcher macht sich indess an anderen umgekehrt aufgehängten Zweigen darin bemerklich, dass Wurzeln nunmehr auch ferner von dem basiskopen Ende entstehen (l. c., p. 187), und auch an Weidenzweigen (l. c., p. 184) u. a. wurde in solchen Versuchen, also durch den Einfluss der Schwerkraft, der Gegensatz zwischen Spitze und Basis etwas abgeschwächt. Die Schwerkraft äussert ausserdem noch darin einen Einfluss, dass öfters an horizontal gelegten Zweigen am akroskopen Ende die zenithwärts gewandten Knospen in der Entwicklung gefördert werden, während am basiskopen Ende Wurzeln reichlicher auf der erdwärts gewandten Seite ihren Ursprung nehmen.

Der polare Gegensatz ist übrigens spezifisch und individuell verschieden stark ausgeprägt, variirt auch wohl mit dem Alter, da Vöchting (p. 64) an diesjährigen Zweigen von Lycium barbarum Spitze und Basis scharf definirt fand, an älteren Zweigen aber die Wurzeln überall am Zweige entstanden. Immer stellt die im Zweige oder in der Wurzel bestehende Polarität nur eine Wachsthumsursache vor und dieserhalb kommen auch mehr oder weniger abweichende Resultate heraus, wenn andere innere oder äussere Ursachen mitwirkend eingreifen. So werden Knospen ungleicher Dignität nicht gleich leicht zur Entwicklung angetrieben, und primäre Knospen sind, wie ja auch die Erfahrung beim Belauben der Bäume lehrt, gegenüber secundären Knospen im Vortheil[1]), ebenso fand Vöchting (p. 70), dass schon vorhandene Wurzelanlagen den erst zu bildenden in der Entwicklung vorauseilten, ferner sind bei Tradescantia und anderen Pflanzen die Stengelknoten hinsichtlich der Wurzelbildung im Vortheil (Vöchting, l. c., p. 75). Solche Umstände können herbeiführen, dass trotz gleichförmiger äusserer Bedingungen doch zunächst die von den Polen entfernteren Knospen oder Wurzeln sich entwickeln. Uebrigens pflegen auch bei gleicher Dignität einige Knospen auszutreiben, so dass Triebe in nächster Nähe und in einiger Entfernung vom basiskopen Ende des Zweiges erscheinen.

Da jede Knospe entwicklungsfähig ist und jede Stelle des Zweiges Wurzeln produciren kann, so lässt sich auch durch entsprechende äussere Eingriffe erreichen, dass nur das akroskope Ende Wurzeln bildet, oder dass nur die fern von diesem befindlichen Knospen austreiben. Aber selbst als Vöchting an umgekehrten Zweigstücken von Lycium barbarum erreicht hatte, dass die im Boden befindliche morphologische Spitze bewurzelt war und Laubtriebe sich gegen das basiskope Ende hin gebildet hatten, gingen diese und der umgekehrte Stengel im dritten Jahre zu Grunde. An anderen Pflanzen gelang Vöchting eine so weitgehende Umkehrung nicht, und die von diesem gegebene Kritik (p. 199) der älteren Mittheilungen über gelungene Umkehrung von Bäumen zeigt, dass diese Angaben mit Vorsicht aufzunehmen sind, obgleich die Möglichkeit gelungener Umwendung nicht bestritten werden kann. Wenn nun an Blattfragmenten an demselben Pole, d. h. am basiskopen Ende, gleichzeitig Wurzeln und Knospen ihren Ursprung nehmen, so ist dieses offenbar insofern eine zweckentsprechende Einrichtung, als ein Blattstück wohl weniger geeignet sein dürfte, als Verbindungsstück zwischen einem Stengel und einer Wurzel die Wechselbeziehungen zwischen diesen zu unterhalten. Verhalten sich auch Triebe mit begrenztem Wachsthum analog wie Blätter, so ist mir mindestens fraglich, ob solches allgemein gültig ist, und mit Vöchting (p. 109) möchte ich das begrenzte Wachsthum als solches nicht als Ursache des fraglichen Verhaltens der Blätter ansprechen.

Die inneren Ursachen, welche die Ausbildung der Pole an Theilstücken veranlassen, müssen von der Induction der Verticibasalität in die Pflanze unterschieden werden. Lassen sich jene auch nicht näher präcisiren, so dürften sie doch wohl im Zusammenhang mit dem Stoffaustausch stehen. Denn ein Ringelschnitt wirkt nur dann wie eine vollständige Durchschneidung, wenn mit jenem die Unterbrechung der Siebtheilelemente erzielt wird[2]), die nach Bd. I, § 63 nöthig ist, um Proteinstoffe zu translociren und so den nothwendigen Stoffaustausch in Stengeln und Wurzeln zu unterhalten.

Die Induction dieser polaren Gegensätze in der Pflanze ist noch nicht näher untersucht, doch dürfte sie, wie schon angedeutet, bei höheren Pflanzen theilweise der Corre-

1) Vgl. Vöchting, l. c., p. 242. Auch de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 442.
2) Vöchting, l. c., p. 40, 64, 73, 87.

[illegible] Dorsiventralität, [illegible] fortwirkende oder [illegible] Gegensatz werde [illegible] Einfluss von Schwerkraft und [illegible] an Kartoffel- [illegible] Gültig- [illegible] Gewächses [illegible] dieser Po- [illegible] Ursache an [illegible] umgekehr- [illegible] Pflanzen etwas [illegible] Ausbildung der in [illegible]

Reproductionsvorgänge.

§ 40. Beispiele für wechselseitige Beeinflussungen liefern auch die durch Verletzung erzielten Wachsthumsvorgänge, vermöge welcher eine Pflanze Ersatz für die fehlenden Theile gewinnt. Denn offenbar bedarf es besonderer, von dem bestehenden Complex ausgehender Wirkungen, damit die weggeschnittene Wurzelspitze wieder in zweckmässiger Gestalt regenerirt wird, oder damit aus einem zu verschiedener Bildung befähigten Zellcomplex je nach Umständen eine Wurzel oder ein Spross hervorgeht. In dieser Hinsicht sind die Reproductionserscheinungen an Stengel- und Wurzelstücken lehrreich, an denen ja immer mit den Schnittflächen die beiden Pole bestimmt sind. Somit hat man es hier ganz in der Gewalt, den Ort zu definiren, an welchem neue Wurzeln entstehen sollen und an welchem am Stengel die schon vorhandenen Knospen auswachsen, die an einem Wurzelstück an einer der Schnittflächen neugebildet werden, während an dem anderen Pole, dem der Wurzelspitze zugewandten, neue Seitenwurzeln sich bilden.

Der Zellcomplex oder die Zelle, aus welcher die Neubildung hervorging, hatte somit noch keine unveränderliche Function. Denn die durch eine Verletzung verursachten, aber von Wechselwirkungen in der Pflanze abhängigen Impulse veranlassten nicht nur die vielleicht normalerweise schon auf ihrer endlichen Gestaltung angekommenen, oder noch bildungsfähigen Zellen, von neuem ein Wachsthum zu beginnen, sondern bestimmten auch die Qualität dieses Wachsens und der damit erzielten Gestaltung[2]. Entscheidend hierfür ist aber die aus der Polarität an den Theilstücken entspringende, an Spitze und Basis differente Wirkung, die für den sich fortbildenden Zellcomplex ja auch aus der Umgebung stammt. Somit haben diese veranlassenden Actionen eine analoge Bedeutung, wie äussere Anstösse, die ja zuweilen auch (z. B. relative Lichtentziehung bei Lepismium, I, § 31) der Anstoss zu Neubildungen werden. Eine nur indirecte Verknüpfung des äusseren Einflusses mit dem Geschehen kann freilich auch in anderen Fällen bestehen, in welchen jene nicht so klar hervortritt, als in den Reproductionserscheinungen an Theilstücken, die

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1882, Bd. 2, p. 469, 484 u. s. w. — Vgl. die Entgegnung Vöchting's, Bot. Ztg. 1885, p. 393.

2) Vgl. Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 249.

eben evident zeigen, dass die Verletzung nicht direct die Qualität der Production verursacht. Dem zur Entwicklung getriebenen Zellcomplex ist aber gleichzeitig, mögen innere oder äussere Ursachen die Veranlassung gewesen sein, eine innere Disposition inducirt, vermöge welcher er nun einem bestimmten Ziele zusteuert, und durch veränderte äussere Einwirkungen kann eine definitive Wurzelanlage nicht in eine Laubknospe umgewandelt werden.

Als Erfolg der Verletzung und der hiermit hergestellten Constellation von Wechselwirkungen kommen also in Theilstücken (Zellen oder Zellcomplexen) potentiell vorhandene Fähigkeiten zur Geltung, die im Verband mit der intacten Pflanze nicht in Anspruch genommen, resp. in ihrer Ausbildung gehemmt waren. In der unverletzten Pflanze ist somit die Zelle gleichfalls von der Correlation mit dem Ganzen abhängig und ihre Thätigkeit wird eben nach Maassgabe der bestehenden Wechselwirkungen regulirt.

Was die potentiell vorhandenen, wenn auch schlummernden Eigenschaften nicht erlauben, vermag natürlich ein Theilstück des Organismus nicht zu leisten, und dieses gilt auch für den Fall, dass es sich um die Ergänzung eines Fragments zur Totalität, d. h. zu einer existenzfähigen Pflanze handelt. Freilich fallen bei diesen Reproductionserscheinungen isolirter Stücke auch andere Momente ins Gewicht, die eventuell der Entwicklungsthätigkeit eines Fragmentes eine Grenze setzen.

An niederen Organismen vermögen erfahrungsgemäss selbst kleine Fragmente sich zum Ganzen zu regeneriren. Denn bei Spirogyra geht aus einer einzelnen abgetrennten Zelle wieder ein ganzer Algenfaden hervor, bei Vaucheria[1]) und Algen aus der Familie der Siphonocladiaceen[2]) reichen schon ganz kleine Protoplasmafragmente zur Wiederbildung eines Organismus aus, auch Theilstücke der Schwärmsporen von Vaucheria, Oedogonium u. a.[3]) Algen vermögen noch sich fortzubilden. Nach Schmitz gehen aber Protoplasmafragmente von Valonia und Siphonocladus, sofern sie keinen der zahlreich in diesen Pflanzen vorhandenen Zellkerne enthalten, zu Grunde, doch kann natürlich nur die Erfahrung entscheiden, ob allgemein bei den genannten Pflanzen die Regenerationsfähigkeit an die Existenz eines Zellkerns gekettet ist.

Bei höheren Pflanzen dürfen die Stengel-, Wurzel- oder Blatttheile nicht unter eine gewisse Grösse sinken, um reproductionsfähig zu sein. Immerhin sah Vöchting an nur einige Centimeter langen Stücken von Weidenzweigen und an einem 25 mm langen Internodiumstück von Heterocentron allerdings spärliche Wurzelbildung (l. c., p. 37 u. 73)[4]). Deshalb kann aber doch die einzelne Cambialzelle in sich die Fähigkeit zur Entwicklung zum Ganzen tragen, da wohl Nahrungsmangel und vielleicht noch andere aus der Wechselwirkung entspringende Hemmungen die Ursache sein dürften, dass zu kleine Stücke eine

---

1) Lit. vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 128.

2) Schmitz, Beobachtg. über die Siphonocladiaceae 1879, p. 33, Separatabz. aus Festschrift d. naturf. Ges. zu Halle.

3) Lit.: Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 19, p. 273; A. Braun, Ueber d. Erscheinung d. Verjüngung in d. Natur 1849—50, p. 174; Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, I, p. 174; Hofmeister, Zelle 1867, p. 74.

4) Eine Discussion über das, was Individuum zu nennen, ist hier nicht am Platze. Vgl. übrigens Vöchting, l. c., p. 245.

Reproductionsthätigkeit nicht entwickeln. Aus einer einzelnen Zelle geht die Pflanze auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung hervor, doch würde die Eizelle ohne Ernährung durch die Mutterpflanze schwerlich fortkommen. Indess müssen nicht mit der Arbeitstheilung in jeder einzelnen Zelle einer höher differenzirten Pflanze die Fähigkeiten ruhen, eventuell eine existenzfähige Pflanze produciren zu können, und es ist noch eine offene, insbesondere auch für das Verständniss der Sexualität bedeutungsvolle Frage, unter welchen Umständen eine Zelle oder ein Zellcomplex geeignet ist, den mütterlichen Organismus zu regeneriren. — Die kleinsten, noch Wurzeln producirenden Theilstücke von Zweigen zeigten übrigens nach Vöchting den Gegensatz zwischen Spitze und Basis in demselben Sinne, wie grössere Stengelstücke.

Wie schon aus dem Vorigen ersichtlich, vermag die Pflanze nach Verstümmelungen in ausgedehntem Maasse Ersatz für die fehlenden Glieder zu schaffen[1]. An höheren Pflanzen wird diese Reproduction in erster Linie durch Neubildungen vermittelt, seltener das hinweggeschnittene Stück wieder regenerirt. Letzteres geschieht, wie Cisielski[2] beobachtete und Prantl[3] näher verfolgte, an der Wurzel, wenn nur die jugendliche Spitze abgetragen wird. Hier ist dann die durch Auswachsen der Zellen an der Schnittfläche erzielte Regeneration so vollkommen, dass die neugebildete Spitze von der früher vorhandenen kaum unterschieden werden kann. Schnitt aber Prantl an der Maiswurzel die Spitze so weit hinweg, dass von dem äusserlich gelblich erscheinenden Gewebe nichts übrig blieb, so entstand an der Wunde Callus, der nur zur Neubildung von Wurzeln befähigt war. Ein weiteres Beispiel von Regeneration bietet die von Kny[4] beobachtete Ergänzung von Leitbündeln, die eintrat, wenn ohne Verletzung des Vegetationspunctes, unterhalb dieses, eine Hälfte des jugendlichen Stengels entfernt worden war. Bei der Regeneration von Rindenstücken kommen sonst zumeist anatomisch mehr oder weniger abweichende Gewebe zum Vorschein[5]. Nach K. Müller[6] sollen verletzte Blätter von Bryum Billardierii sich wieder zur ursprünglichen Form ergänzen.

Häufiger sind solche Regenerationserscheinungen an niederen Pflanzen. Ich erinnere u. a. daran, dass bei Spirogyra und Vaucheria die mit der Zerschneidung das Ende des Fadens bildenden Theile als Scheitel functioniren[7]. Auch die Wiederbildung des weggeschnittenen Hutes von Agaricus ist ein hierher gehöriges Beispiel[8].

Wie der Complex von Ursachen nicht zu kennzeichnen ist, aus welchem sich die spezifische Gestaltung des Organismus als nothwendige Folge ergibt, so ist auch nicht aus den bestimmenden Ursachen im Näheren zu erklären, welche Combinationen dafür entscheidend sind, dass ein Zellcomplex sich je nach Umständen zu einer Wurzel oder zu einer Zweigknospe entwickelt, eine Wurzel ihre Spitze regenerirt oder das Laub von Marchantia sich dorsiventral ausbildet. Um diese Regenerations- und Reproductionserscheinungen, ferner um Variabilität, Vererbung, Rückschlag u. s. w. verständlich zu machen, hat Ch. Darwin[9] seine bekannte provisorische Hypothese der Pangenesis aufgestellt, die allerdings verschiedene Classen von Thatsachen unter einem Gesichtspunct zu vereinigen vermag. Hiernach ist jeder Organismus, auch noch jede einzelne Zelle, ein Mikrokosmus, »ein klei-

---

1) Ueber wiederholte Verstümmelung von Keimpflanzen vgl. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 79.

2) Beiträge z. Biologie v. Cohn 1872, I, Heft 2, p. 21.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. I, p. 546. 4) Bot. Ztg. 1877, p. 519.

5) Näheres siehe bei Frank, Handbuch d. Botanik, aus Encyclopädie d. Naturwissenschaften, 1880, Bd. I, p. 381.

6) Bot. Ztg. 1856, p. 200.

7) Ueber Sphacelaria vgl. Magnus, Morphologie d. Sphacelarien 1873, p. 13 u. 18.

8) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 69.

9) Das Variiren d. Thiere u. Pflanzen, übers. von Carus, 1868, Bd. 2, p. 491.

nes Universum, gebildet aus einer Menge sich selbst fortpflanzender Organismen (Keimchen), welche unbegreiflich klein und so zahlreich sind, wie die Sterne am Himmel«. Von den spezifischen Eigenheiten der vorhandenen Keimchen hängen dann auch die potentiellen-Fähigkeiten des Fragments einer Pflanze ab, die aber nicht immer alle zur Geltung kommen, da auch spezifische Keimchen lange Zeit ruhen, aus irgend welchen Ursachen aber wieder in entscheidende Thätigkeit treten können.

Die Annahme von Sachs[1]), dass in der Pflanze spezifisch wurzelbildende und spezifisch sprossbildende Stoffe, überhaupt spezifische Bildungsstoffe für verschiedene Organformen vorhanden seien, setzt also, wie Darwin's Pangenesis, materiell differente Körper voraus, die indess von Sachs nicht, soweit sich beurtheilen lässt, wie bei Darwin als selbständiger Fortpflanzung fähige Keimchen angesehen werden, vielmehr als in qualitativer oder quantitativer Hinsicht verschiedene Mischungen von an sich todten Massen erscheinen. Unter solcher Annahme vermag aber die von Sachs zunächst speziell für Organbildung an Pflanzen ausgeführte Hypothese nicht so zahlreiche Classen von Erscheinungen unter einheitlichem Gesichtspunct zu vereinen, als Darwin's Pangenesis. Wenn nun weiter Sachs Schwerkraft und Licht entscheidend auf die räumliche Vertheilung der wurzel- und sprossbildenden Stoffe wirken lässt, so ist dieses doch nur als spezieller Fall der Theorie anzusehen, da ja in vielen Fällen unzweifelhaft die räumliche Orientirung der Organe an der Pflanze unabhängig von äusseren Agentien ist. Uebrigens ist auch in Darwin's Pangenesis die Vertheilung der Keimchen im Organismus als von verschiedenen Umständen beeinflusst hingestellt, wenn auch nicht gerade Schwerkraft und Licht als für spezielle Fälle entscheidend hervorgehoben werden.

Nach Sachs bewegen sich die wurzelbildenden Stoffe abwärts in das Wurzelsystem, während die sprossbildenden Stoffe den Vegetationspuncten des Stammes und der Zweige zufliessen. Dieserhalb sollen sich dann wurzelbildende Bildungsstoffe an der erdwärts gerichteten, sprossbildende Bildungsstoffe an der zenithwärts schauenden Schnittfläche ansammeln, und als Folge dieser Hemmung und Anhäufung würden Sprosse am zenithwärts gewandten, Wurzeln am entgegengesetzten Ende von Zweig- und Wurzelstücken, an einem Blattstück aber Sprosse und Wurzeln am basalen Ende erscheinen, weil nach diesem hin sich im Blatt beiderlei organbildende Substanzen bewegen[2]). Nach den Erfahrungen an hängenden Zweigen von Trauerbäumen u. s. w. kann übrigens die Schwerkraft sicher nicht allgemein die Ursache der Wanderungsrichtung für die sprossbildende und die wurzelbildende Substanz abgeben, auch muss die Schwerkraft eine weitgehende Scheidung dieser spezifischen Bildungsstoffe nicht erzielen können, da jedes noch so fern vom Stamme gelegene Wurzelfragment an der einen Schnittfläche Sprosse producirt[3]), also nach der supponirten Theorie zuvor eine genügende Menge sprossbildender Substanz zugeführt erhalten haben muss.

Um die Gesammtheit der durch äussere Einwirkungen erzielten oder aus Correlation entspringenden Wachsthums- und Bildungsvorgänge (ganz abgesehen von Variabilität u. s. w.) plausibel zu erklären, reicht jedenfalls die von Sachs aufgestellte Hypothese nicht aus, wenn sie sich nicht an Darwin's Pangenesis enger anlehnt. Es geht über mein Ziel hinaus, diese ja der Natur der Sache nach noch auf ganz unsicherem Boden stehenden Hypothesen zu discutiren, und nur der kurze Hinweis mag gestattet sein, dass die thatsächlichen Erfahrungen über Organbildung den Conflux spezifischer Bildungsstoffe, im Sinne von Sachs, als Ursache nicht nothwendig postuliren, auch wenn man die organische Form als den äusseren Ausdruck von stoffbewegenden Kräften vollständig anerkennt. Denn wie eine Schimmelpilzart auf den verschiedensten Nährlösungen gestaltlich und stofflich wesentlich gleich ausfällt und bei gleicher Nährlösung verschiedene Arten in den ihnen eigenen Formen und stofflichen Beschaffenheiten sich ausbilden, so werden auch wohl Zellen

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1880, Bd. 2, p. 452.

2) L. c., p. 470. Auch Duhamel (Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 95) spricht die Saftanhäufung als Ursache des Austreibens von Wurzeln und Sprossen an Stecklingen an. Ferner sollen nach diesem die Wurzeln von dem abwärtssteigenden, also von einem anderen Bildungssaft ihre Nahrung erhalten, als die vom aufsteigenden Saft ernährten Zweige. Vgl. auch Mohl, Linnaea 1837, Bd. 11, p. 487.

3) Vöchting, Bot. Ztg. 1880, p. 615.

im Organismus bei gleicher Nahrung sich nach Maassgabe ihrer spezifischen Eigenheiten gestalten, die aber, auch ohne dass gerade die Nährflüssigkeit different werden muss, doch aus verschiedenen Ursachen sich ändern können. Die auslösenden Wirkungen müssen u. a. an das speziell im Wachsthum verwandte Nährmaterial nicht gekettet sein, auch wenn durch einen hinzutretenden Stoff die Auslösung vermittelt wird. Aber des Hinzutretens eines Stoffes bedarf es wohl nicht immer, um die inneren Dispositionen und mit diesen den Wachsthumserfolg zu modificiren, und vielleicht spielen auch im Organismus Uebertragungen von molecularen Bewegungszuständen eine ausgedehntere Rolle in den Wechselwirkungen von Zellen[1]).

Allerdings mögen mit den inneren Dispositionen auch die stofflichen Qualitäten in der Zelle (oder einem Organe) Modificationen erfahren, doch hat solche durch autonome Thätigkeit geschaffene Aenderung denn doch einen anderen Sinn, als die Annahme, dass eben die Zufuhr spezifisch organbildender Substanzen die Ursache der besonderen Gestaltungsvorgänge wird. Letzteres mag in gegebenen Fällen immerhin zutreffen, wie denn überhaupt jeder in Wechselwirkung tretende Körper vermöge seiner besonderen Affinitäten einen gewissen Effect erzielen muss, nur kann ich die Sachs'sche Hypothese nicht für ausreichend halten, um auch nur die Reproductionserscheinungen zu erklären, die gewiss oft als Erfolg aus sehr verwickelten Wechselwirkungen sich ergeben werden. Und wenn wir die Bedeutung der stofflichen Qualitäten für die Gestaltung im Organismus bemessen wollen, dürfen wir auch nicht vergessen, dass mit demselben Messingstück Apparate sehr verschiedener Art gebaut werden können, die in spezifischer Weise arbeiten.

Kapitel VI.

Krümmungsbewegungen.

Abschnitt I. Allgemeines.

§ 41. Bewegungsthätigkeit geht keiner lebendigen Pflanze ab, denn schon jeder Zuwachs erzielt eine räumliche Verschiebung, und so lange die Pulse des Lebens schlagen, vollziehen sich Lagenänderungen im Protoplasmakörper, die auch zu freien Ortsbewegungen dieses lebendigen Organismus führen, wenn nicht eine umgrenzende Zellwand nach Aussen hin eine Schranke bildet. Diese Protoplasmabewegungen, sowie freie Ortsbewegungen der Organismen finden erst weiterhin Besprechung, während Kap. VI und VII Bewegungen behandeln, zu denen auch die an die Scholle gefesselten Pflanzen befähigt sind, Bewegungen, die in langsamer oder schneller ausgeführten Krümmungen oder Zuckungen von Gliedern der Pflanze bestehen.

Diese mannigfachen Bewegungen haben wir sowohl hinsichtlich ihrer mechanischen Ausführung als auch hinsichtlich ihrer Veranlassung und Ziele zu betrachten, und indem wir diese letztgenannten Gesichtspunkte zum Ein-

1) Vgl. I, § 62. — Auch die I, § 71 erwähnte Hemmung der Entwicklung von Spaltpilzen durch Alkoholgährung erzeugende Sprosspilze ist bemerkenswerth.

theilungsprincip wählen, schliessen wir uns wesentlich den schon von de Candolle[1]) und Dutrochet[2]) befolgten Classificationen an. Je nachdem die Veranlassung zu den Bewegungen unabhängig von äusseren Anstössen, resp. in solchen gegeben ist, werden autonome oder spontane Bewegungen, resp. paratonische, inducirte oder Receptions-Bewegungen unterschieden[3]). Der äussere Anstoss kann in Reizen verschiedener Art, in Wirkungen von Licht, Schwerkraft, Contact, chemischen Einflüssen, Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w. gegeben sein. Wesentlich nach den verschiedenen auslösenden Ursachen sind im Folgenden die Receptionsbewegungen gruppirt, und dieses gilt auch hinsichtlich der nyctitropischen und heliotropischen Bewegungen, welche wohl beide vom Licht, jedoch von verschiedenen auslösenden Wirkungen dieses abhängig sind. Die Bewegungen der Ranken- und Schlingpflanzen sind des analogen Zweckes halber zusammengestellt, obgleich nur bei ersteren eine Reizbarkeit durch Contact zum Umschlingen der Stütze führt, die von den nicht in dieser Weise reizbaren Schlingpflanzen vermöge der autonomen Nutationen des Stengels umwunden wird. Die Stütze kommt bei den Schlingpflanzen nur durch ihren mechanischen Widerstand in Betracht, durch welchen natürlich, so auch durch die zu überwindende Last, Bewegungen beeinflusst werden können. Auch die mechanisch durch Belastung erzielten Bewegungen können der Pflanze nutzbar sein, ebenso auch Bewegungen, die erst mit dem Tode eintreten oder durch hygroscopische Eigenschaften abgestorbener Pflanzentheile verursacht werden.

Die habituelle Gestaltung der Bewegung, sowie auch die zur Ausführung dienende mechanische Vermittlung kann in verschiedenen Pflanzen bei gleichem Anstoss different und übereinstimmend bei verschiedenen inneren oder äusseren Veranlassungen ausfallen. In der That sind in den verschiedenen Abschnitten dieses Kapitels in einer Ebene sich vollziehende pendelartige und anderweitige Raumcurven beschreibende circumnutirende (revolutive) Bewegungen zu finden, die wiederum entweder durch Wachsthum (Wachsthumsbewegungen oder Nutationsbewegungen)[4]) oder durch rückgängig werdende Dimensionsänderungen (Variationsbewegungen)[5]) vermittelt werden.

In jedem Falle ist Bewegungsfähigkeit eine unerlässliche Bedingung, um autonome oder inducirte Bewegungen zu erzielen, die eben in ausgewachsenen Pflanzentheilen, auch wenn sie angestrebt werden sollten, sehr gewöhnlich der mechanischen Hemmnisse halber nicht zu Stande kommen, während in den bewegungsfähig construirten Gelenken der Leguminosen, nach dem Erlöschen des Wachsthums, Variationsbewegungen fortdauern, deren Ausführung natür-

---

1) Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 2, p. 552. 2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 225.

3) Vgl. II, p. 121, u. Pfeffer, Period. Bewegungen d. Blattorgane 1875, p. 2.

4) Diese von Duhamel (Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 116) und de Candolle (Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 606) angewandte Bezeichnung ist weiterhin auf die durch Wachsthum vermittelten Bewegungen eingeschränkt (Sachs, Lehrbuch, 1873, III. Aufl., p. 757), übrigens von de Candolle, Sachs u. A. für autonome und inducirte Bewegungen verwandt. Indem ich diesem Sprachgebrauch folge, halte ich mich nicht an Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 51), der unter Nutation nur Receptionsbewegungen versteht und mit Inclination die autonomen Bewegungen bezeichnet.

5) Pfeffer, l. c., p. 1.

lich gleichfalls durch äussere Widerstände verhindert werden kann. Wie bei Mitwirkung äusserer Widerstände, ergibt sich die thatsächlich ausgeführte Bewegung als Resultante auch dann, wenn gleichzeitig verschiedene innere oder äussere Ursachen Bewegungen veranlassen. Indess muss in diesem Falle jedes einzelne Bewegungsstreben nicht die Intensität erreichen, welche ohne Zusammenwirken mit anderen Factoren in dem bezüglichen Pflanzentheil gewonnen worden wäre, denn die auslösende Action und deren Folgen sind von den inneren Dispositionen und Befähigungen des Organismus abhängig, die eben durch innere und äussere Einwirkungen Modificationen unterliegen (vgl. II, § 27 u. 62).

Stets muss die nächste Wirkung des auslösenden Agens (es gilt dieses auch für einen autonomen Anstoss) von den weiteren Folgen wohl unterschieden werden, die endlich in der zur Vermittlung der Bewegung dienenden mechanischen Vorgängen uns entgegentreten. Nur in dieser Hinsicht ist einige Einsicht in manche Bewegungsvorgänge gewonnen, während unbekannt ist, durch welche Mittel die vielleicht complicirte Verkettung mit der auslösenden Action erreicht ist, über deren nächste Wirkung im Organismus wir gleichfalls nichts sicheres wissen. Bedeutungsvoll für die Beurtheilung dieser Verhältnisse sind die Pflanzentheile, in denen die sensiblen Theile räumlich getrennt von der Bewegungszone liegen, und die zur Action führenden Vorgänge in letzterer jedenfalls erst durch eine Uebermittlung des Reizes veranlasst werden. So ist es u. a. bei den nur am Köpfchen empfindlichen Drüsenhaaren des Blattes von Drosera, bei der Wurzel, in der ein gegen die Spitze geübter Contactreiz eine Bewegung veranlasst, die gerade entgegengesetzt der Krümmung ist, welche ein die Bewegungszone selbst treffender Contactreiz hervorruft. Bei solcher räumlichen Trennung des sensiblen Organes besteht also zwischen dem Reiz und der endlich erzielten Action eine ähnliche Verkettung, wie sie die Fortpflanzung und Uebermittlung des Reizes im thierischen Organismus bietet, in den Pflanzen ist aber die Arbeitstheilung nicht so weit vorgeschritten, dass bestimmte, den Nerven vergleichbare differenzirte Organe mit der Reizfortpflanzung betraut sind. Analog wie in diesen Fällen dürften aber auch überall da, wo die Bewegungszone selbst sensibel ist, die nächste Reizwirkung mit den zur Ausführung der Bewegung dienenden mechanischen Mitteln verkettet, diese Vorgänge also nicht directe Erfolge der Einwirkung von Licht, Schwerkraft oder anderen auslösenden Agentien sein.

Ob eine Pflanze auf äussere Eingriffe reagirt, hängt jedenfalls von ihrer spezifischen Sensibilität ab, die auch veranlasst, dass ein Pflanzentheil sich indifferent gegen bestimmte Agentien verhält, die in anderen Pflanzen ansehnliche Bewegungen veranlassen. Die als Erfolg uns entgegentretende Krümmung ist aber auch von der Actionsfähigkeit in der Bewegungszone abhängig, und bei mangelnder Einsicht in die maassgebenden Umstände ist oft schwer zu entscheiden, in welchem Grade die Ausgiebigkeit und die Schnelligkeit des Verlaufs einer Bewegung durch die grössere oder geringere Ausbildung der Sensibilität oder Actionsfähigkeit bestimmt wird. Ja es ist denkbar, jedoch nach den bisherigen Erfahrungen nicht zu entscheiden, dass, trotz der Identität der nächsten Wirkung von Licht, Schwerkraft oder anderer Agentien, dennoch ungleiche Erfolge durch die spezifisch verschiedene Qualität des weiterhin zu Bewegun-

gen angeregten Apparates erzielt werden. Solche Erwägungen dürfen jedenfalls bei der Beurtheilung der factischen Bewegungen nicht ausser Acht gelassen werden.

Durch einen erfolgreichen Reiz wird entweder sogleich die ganze überhaupt mögliche Bewegungsgrösse ausgelöst, oder diese steigt mit Dauer und Intensität der Reizung. Ersteres ist der Fall in den Gelenken von Mimosa pudica, den Staubfäden der Cynareen, den Blättern von Dionaea und anderen Pflanzentheilen, die auf einen Stoss mit sehr schneller Bewegung antworten, während in allen langsamer verlaufenden Bewegungen ein kurz dauernder Reiz eine nur beschränkte Bewegung zu erzielen vermag. Ein einfaches Verhältniss zwischen Reizgrösse und Bewegungsgrösse besteht offenbar nicht, doch scheint letztere mit Steigerung der Intensität des auslösenden Agens langsamer als dieses zuzunehmen. Unter diesen mit der auslösenden Action gesteigerten Bewegungen sind solche verbreitet, deren Richtung durch die Angriffsrichtung von Schwerkraft, Licht, Contact u. s. w. bestimmt wird, während bei Mimosa und den analog sich verhaltenden Pflanzen die Bewegung, gleichviel wie Stoss oder Erschütterung wirken, in einer bestimmten Ebene stattfindet. Uebrigens sind die mit der Reizgrösse steigenden oder nicht steigenden Bewegungen durch Bindeglieder verknüpft, wie bei Besprechung der durch Contact und Stoss ausgelösten Bewegungen gezeigt wird.

Zwischen Reizung und Eintritt merklicher Bewegung verstreicht, wie bei Mimosa, entweder nur ein kurzes oder, in anderen Fällen, ein längeres Intervall, die Zeit der latenten Reizung. Dann dürfte in allen Fällen die Bewegungsschnelligkeit bis zu einem Maximum gesteigert und allmählich wieder verlangsamt werden. Eine solche Curve liefert offenbar auch der sogleich oder bald nach vollendeter Bewegung eintretende Rückgang, der in manchen Fällen, wie bei Mimosa, auch bei Fortdauer des Reizes erfolgt, in andern Fällen erst nach Aufhebung des Reizes beginnt, übrigens zumeist langsamer, bei den schnell vollzogenen Bewegungen erheblich langsamer, als die durch Reiz zunächst erzielte Bewegung, zu verlaufen pflegt.

Eine begonnene Bewegung dauert auch mit Sistirung des veranlassenden Reizes noch eine gewisse Zeit fort, da eben die inducirten Zustände sich nicht sogleich wieder verlieren. Eine solche Nachwirkung, die auch eintreten kann, wenn die Reizung vor Eintritt sichtbarer Bewegung unterbrochen wird, ist allgemein in den schneller und langsamer verlaufenden Bewegungen zu finden. Ausserdem folgen auf eine durch Verdunklung erzielte (nyctitropische) Bewegung (vielleicht in geringerem Grade auch auf andere Bewegungen) Nachwirkungen, in Folge deren, ähnlich wie beim angestossenen Pendel, noch einige Schwingungen, jedoch mit nachlassender Amplitude ausgeführt werden. Bei Gelegenheit der nyctitropischen Bewegungen wird hiervon näher gesprochen und gezeigt werden, wie auf diesem Wege die täglichen periodischen Bewegungen zu Stande kommen. Uebrigens muss auch ohne solche Nachwirkung eine jede Reizbewegung periodisch werden, wenn das veranlassende Agens Auslösungen in einem angemessenen Rhythmus erzielt.

Es ist natürlich eine Frage besonderer Art, wie die Befähigung zu den der Pflanze derzeit zukommenden Bewegungen im Laufe der Zeit erworben wurde,

eine Frage, die Darwin [1] in seinem jüngsten Werke berührte. Statt mit Darwin die Bewegungen als modificirte autonome Nutationen anzusprechen, kann man ebensowohl auf die ja nothwendig vorausgesetzte Bewegungsfähigkeit zurückgreifen, und unter Ausnutzung dieser sowohl die autonomen als paratonischen Bewegungen entstanden denken, die beide den Zwecken der Pflanze angemessen ausgebildet sind. Wie die autonomen Bewegungen, da wo sie vortheilhaft für die Pflanze sind, wie besonders bei Schlingpflanzen und Rankengewächsen, eine besondere Ausgiebigkeit erreichten, gewähren auch die unter Ausbildung spezifischer Sensibilität gewonnenen Receptionsbewegungen überall Beispiele zweckentsprechender Anpassung, und der Anpassung entsprechend kann bei Vorhandensein ausgezeichneter autonomer Bewegungen die Empfindlichkeit gegen bestimmte äussere Reize durchaus in den Hintergrund treten.

Geht man aber von der gegebenen Bewegungsfähigkeit aus, so sind alle Bewegungen auf eine Quelle zurückgeführt, während Darwin nicht alle Bewegungen als modificirte Circumnutation ansprechen möchte. So u. a. nicht die durch Fleisch erzielte Reizbewegung an Drüsenhaaren des Blattes von Drosera, welche keine merkliche autonome Nutation zeigen, und die durch Stoss auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica und anderen Pflanzen, in denen eine Turgorsenkung die nächste Bewegungsursache ist. Will man übrigens mit Darwin in der Beurtheilung dieser Frage auf die mechanischen Mittel der Ausführung Werth legen, so müssten auch die nyctitropischen Bewegungen separirt werden, welche zu Stande kommen, indem des Abends die Expansionskraft in den antagonistischen Hälften der Bewegungsgelenke gleichsinnig, jedoch relativ ungleich schnell steigt, während in der Ausführung der autonomen Bewegungen die Expansion in der einen Gelenkhälfte abnimmt, in der anderen gleichzeitig zunimmt. Möchte ich auch selbst auf die Bewegungsmechanik in dieser Descendenzfrage keinen besonderen Werth legen, so kann ich doch auch nicht mit Darwin Argumente als entscheidend ansehen, die aus der Gestaltung der Bewegungscurven entnommen sind. Denn diese ist in den oben erwähnten Reizbewegungen der Haare von Drosera mit autonomen Nutationen ebenso übereinstimmend, wie in vielen Objecten, deren Receptionsbewegungen von Darwin als modificirte Circumnutation angesprochen werden.

Die nächste mechanische Ursache der Bewegungen beruht allgemein in relativ ungleichem Verlängerungsstreben antagonistischer Elemente. Wie hierdurch Krümmungen in einer Ebene zu Stande kommen oder, falls die relativ ungleiche Verlängerung die Längsachse umwandert, die Spitze des Pflanzentheils im Kreise herumgeführt wird (Circumnutation), ist ohne weiteres verständlich. Ebenso brauchen die allgemeinen mechanischen Bedingungen für Drehungen, die übrigens bei Nägeli und Schwendener [2] behandelt sind, nicht erörtert zu werden. Beiläufig sei auch nur bemerkt, dass Torsion und Winden kaum streng auseinanderzuhalten sind, jedoch im Allgemeinen Drehungen um eine annähernd centrale Achse Torsionen, um eine excentrische Achse, also auch jedes Umschlingen einer Stütze, Winden genannt werden.

In ausgewachsenen Organen erlischt die Bewegungsfähigkeit, auch wenn

1) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 489.
2) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 416.

noch wachsthumsfähige Zellen vorhanden sind, sobald nur wenig dehnbare Gewebe oder Zellwandungen zu grossen mechanischen Widerstand leisten, die Bewegungsfähigkeit in den Gelenken aber bleibt erhalten, weil die kaum dehnbaren, verholzten Gefässbündel in die Mitte gerückt sind und die Wandungen des umgebenden Parenchyms genügende elastische Dehnbarkeit besitzen (vgl. Kap. II u. III). Der Gefässbündelcylinder, welcher, wie Fig. 19 zeigt, die Achse der Gelenke durchzieht, ist äusserst wenig dehnbar und bildet die sich nicht verlängernde neutrale Achse, wenn durch Herstellung eines relativ ungleichen Expansionsstrebens in dem umgebenden, positiv gespannten Gewebe (vgl. Fig. 2, Bd. 2, p. 29) eine Krümmung herbeigeführt wird. In diesen Variationsbewegungen wird also immer die eine Flanke erheblich und öfters unter ansehnlicher Compression der Zellen verkürzt. In den Nutationsbewegungen verlängert sich dagegen die der neutralen Achse entsprechende Fläche, und von diesem Zuwachs, der Grösse der Einkrümmung u. s. w. hängt es ab, ob die concav werdende Flanke eine Verkürzung oder Verlängerung erfährt oder ihre Länge unverändert bewahrt[1]. In dieser Hinsicht spielen mechanische Widerstände der Gefässbündel oder anderer Elemente eine Rolle, wie sogleich einleuchtet, wenn man beachtet, dass in jugendlichen Gelenken der Gefässbündelcylinder auch einen gewissen Zuwachs während einer Krümmungsbewegung erfährt.



Fig. 19. Längsschnitt (a) und Querschnitt (b) des Blattgelenks von Phaseolus vulgaris.

Durch die mit der Krümmung verbundene Verlängerung, resp. Verkürzung der antagonistischen Gewebe wird also nur ungleiche Relation des Expansions-, resp. Wachsthumsbestrebens, jedoch nicht angezeigt, ob die bezüglichen Veränderungen die antagonistischen Gewebe gleichsinnig oder ungleichsinnig treffen. In der That kommen nach den Erfahrungen über Variationsbewegungen in den Gelenken ungleiche Combinationen in verschiedenen Bewegungsvorgängen in Betracht. Während in den durch Stoss erzielten Reizbewegungen von Mimosa pudica und anderen Pflanzen nur eine Gelenkhälfte erschlafft, die andere Gelenkhälfte aber nicht afficirt wird, nimmt in den nyctitropischen Bewegungen, auch bei Mimosa, die Expansionskraft gleichsinnig, jedoch ungleich schnell ab, resp. zu, in den autonomen Bewegungen dagegen, sowie in den geotropischen und heliotropischen Bewegungen, wird immer die Expansionskraft der einen Gelenkhälfte vermindert, während die der andern gesteigert wird[2]. Voraussichtlich kommen analoge Combinationen in den Wachsthumsbewegungen vor, in denen diese Fragen, wie aus den entsprechenden Paragra-

---

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 17.

2) De Vries (Sur les mouvements auxotoniques des organs végétaux, 1880, Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 15) nennt die durch Turgorsteigerung erzielten Bewegungen auxotonische, die durch Turgorsenkung erzielten allasotonisch. Die oben erwähnten Combinationen, in denen Turgorschwankung die Ursache der Bewegung ist, lehren, dass die verschiedenen Modalitäten mit diesen Bezeichnungen nicht ausreichend präcisirt sind. Ausserdem gibt es auch nicht durch Turgorschwankung herbeigeführte Bewegungen.

phen zu ersehen ist, nur theilweise erledigt sind. Natürlich werden in Wachsthums- und Nutationsbewegungen auch die an sich nicht activen Gewebe gekrümmt. Wie in den Krümmungsbewegungen werden die unter geeigneten mechanischen Bedingungen zu Torsion führenden ungleichen Verlängerungsbestrebungen gewiss nicht immer durch dieselbe Combination erzeugt, und hinsichtlich der Gelenke ist dieses aus den in autonomen, resp. nyctitropischen Bewegungen zu Stande kommenden Torsionen zu entnehmen.

Für einzellige oder aus aneinander gereihten Zellen aufgebaute Objecte sind bis dahin nur Wachsthumsbewegungen bekannt, die hier natürlich durch den Antagonismus von Zellwandstücken zu Stande kommen. In diesem Falle besteht also ein actives Krümmungsstreben in der einzelnen Zelle, das nicht gerade nöthig ist, um Bewegungen in Gewebecomplexen zu erzielen, die schon eintreten, wenn antagonistische Gewebe sich nur in ungleichem Maasse zu verlängern suchen.

Die Expansionsänderungen in Variationsbewegungen dürften wohl immer auf entsprechender Abnahme, resp. Zunahme der Turgorkraft beruhen, welche demgemäss auf die ihre elastischen Eigenschaften unverändert bewahrenden Wandungen in ungleichem Grade dehnend wirkt. Auf diesem Antagonismus beruht auch die schnell verlaufende Reizverkürzung der Staubfäden von Cynareen, welche bei der grossen elastischen Dehnbarkeit der Zellwandungen sehr ansehnlich ausfällt. Uebrigens basirt in gleicher Weise auf der in Folge eines Stosses plötzlich erfolgenden Herabsetzung des Turgors die Reizkrümmung in den Gelenken von Mimosa pudica.

In den Nutationsbewegungen ist, wie in jedem Längenwachsthum, der Turgor immer ein mitwirkender Factor, und in vielen Fällen ist nachweislich eine Turgoränderung in den antagonistischen Geweben die Ursache der Bewegung, doch können auch andere in dem Wachsthum mitspielende Factoren mitwirken oder entscheidend eingreifen. Letzteres ist einleuchtend für einzellige Objecte, die so beschaffen sind, dass veränderter hydrostatischer Druck keine Krümmung erzielt. In jenen wird voraussichtlich eine ungleiche Ernährung (ungleiches Wachsthum) der antagonistischen Zellwandflächen die Ursache der Krümmung werden, denn mindestens unwahrscheinlich ist es, dass ein relativ stärkeres Expansionsstreben in dem Wandprotoplasma eine ansehnlichere Dehnung der einen Wandhälfte und damit deren stärkeres Wachsthum bewirkt[1]. Solche anderweitige, das Wachsthum der Zellwand beeinflussende Factoren spielen sicherlich in manchen Krümmungsbewegungen eine Rolle dann mit, während Turgordifferenz eine Bewegungsursache ist. Für die Ausgiebigkeit der Krümmung ist die Einlagerung von Wachsthumsmaterial, also auch die Zufuhr dieses immer bedeutungsvoll, da elastische und plastische Dehnbarkeit der Wandungen zur Erzielung der unter den normalen Verhältnissen möglichen Bewegungsgrösse nicht ausreichen.

Die nächsten Ursachen der Turgorschwankung sind noch nicht näher aufgedeckt, dürften aber kaum immer dieselben, übrigens wie schon früher bemerkt, nur indirecte Folgen der auslösenden Wirkung von Licht, Schwerkraft und anderen Agentien sein. In den Reizbewegungen von Mimosa pudica, der

1) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 209.

Staubfäden der Cynareen u. a. dreht es sich um plötzliche und wieder rückgängig zu machende Aenderungen, und sofern hier eine Modification des osmotisch wirksamen Materials die Ursache der Turgorsenkung ist, muss es sich um Formirung von Stoffen geringerer osmotischer Leistung durch irgend einen Associations- oder Dissociationsvorgang handeln. Rückgängig werdende Vorgänge erzielen auch in den geotropischen und heliotropischen Wirkungen die bezügliche Variation der nachweislich osmotischen Leistung in den Gelenken von Leguminosen, und in diesen Fällen wenigstens kann die Ursache nicht in Neuschaffung von organischen Säuren liegen, welche de Vries als Veranlassung der Turgorsteigerung in verschiedenen Reizbewegungen ansieht. Immerhin mag diese Ursache in anderen Fällen vorliegen, und Salze organischer Säuren mögen vielleicht auch in den Umlagerungen betheiligt sein, die zur vorübergehenden Bildung des osmotisch in geringerem oder höherem Grade wirksamen Materiales führen, entscheidende Erfahrungen aber liegen in dieser Hinsicht nicht vor (vgl. II, § 54, 67). Die Neuschaffung, resp. Herbeischaffung von Material wird übrigens jedenfalls da von Bedeutung sein, wo durch mit dem Wachsthum verbundene Volumzunahme die Verdünnung in den Zellen zunimmt, und hier mögen wohl in den Eigenschaften der Zellen die Mittel zu einer gewissen Selbstregulation begründet sein, durch welche der Turgor, wenn nöthig, auf entsprechender Höhe gehalten wird.

In den Bewegungsvorgängen wird es sich im Allgemeinen um Umlagerung von Wasser in den Geweben handeln, da solches von den sich vergrössernden Zellen aufgenommen, übrigens aus den Zellen der concav werdenden Seite zuweilen, jedoch nicht immer, in erheblicher Menge ausgepresst wird. In allen Fällen hat die Schnelligkeit, mit der Wasser aus Zellen auszutreten vermag, resp. diese ihr Wasserbedürfniss befriedigen können, einen Einfluss auf die zeitliche Abwicklung und die Ausgiebigkeit der Bewegungen. Dieserhalb ist auch verständlich, warum reichliche Wasserzufuhr, z. B. Injection, die Reizbewegungen der Ranken beschleunigt, doch kann es auch nicht Wunder nehmen, wenn die Reizbarkeit in den Gelenken von Mimosa pudica mit der Injection erlischt, da mit der Verdrängung der Intercellularluft zugleich andere Bedingungen verändert werden (vgl. II, § 49 u. 59). Ohne anderweitige Wasserzufuhr werden die osmotisch wirksameren Zellen den weniger wirksamen so lange Wasser entreissen, bis ein den Verhältnissen entsprechender Gleichgewichtszustand erzielt ist (vgl. auch II, p. 34).

Durch plasmolytische Versuche wird allerdings dargethan, in wie weit durch Turgor Wandungen elastisch gedehnt waren, doch nicht näher präcisirt, ob die durch Veränderung des Turgors erzielte Bewegung in einer modificirten osmotischen Leistung oder etwa in Imbibitions- und Gestaltungskräften des Protoplasmakörpers beruht. Denn auch jeder anderweitig in diesem erzielte Druck gegen die Zellwand wird aufgehoben, wenn der Protoplasmakörper durch Einwirkung von Salzlösungen zum Zurückweichen von der Zellwand gebracht wird (vgl. I, § 11). In allen plasmolytischen Versuchen, die auf eine vergleichende Bestimmung der zur Contraction nöthigen Concentration der Salzlösung hinauslaufen, ist übrigens zu beachten, dass auf diesem Wege kein entscheidendes Resultat erhalten wird, wenn der Reizzustand nur vorübergehend eintritt und nicht fixirbar ist. Es ist dieses in den reizbaren Zellen des Gelenkes von Mimosa pudica der Fall, die immer auf den höchsten Turgescenzzustand zurückkehren und auf diesem sich erhalten, wenn die Reizbarkeit sistirt ist (vgl. II, § 57).

Eine Methode, die übrigens nur in den ohne Wachsthum sich bewegenden Gelenken

[illegible] Dimensionsänderungen geben kann, ist
[illegible] angewandte Best
[illegible] resp. steigen, wenn in
[illegible] während Constanz der [illegible]
[illegible] entgegengesetzte Expansions[illegible]
[illegible] Bestimmung dieser Biegu[illegible]
[illegible] welche sich er[illegible]
[illegible] um die eigene A[illegible]
[illegible] Winkeldifferenz wird an einem Gr[illegible]
[illegible] angestellt ist. Der aus
[illegible] zumeist practisch verna[illegible]
[illegible] entsprechender Gradbogentheilun[illegible]

[illegible] nöthigen Kraft kann,
[illegible] mit der eine Beweg[illegible]
[illegible] verwandter App[illegible]
[illegible] beschrieben.

[illegible] autonome Bewegungen.

[illegible] Bewegungen.

[illegible] stellt eine autonome Beweg[illegible]
[illegible] autonomen Bewegungen ins Au[illegible]
[illegible] geradlinigen Bahn ablenken und [illegible]
[illegible] Curve im Raum beschreibt. Di[illegible]
[illegible] wiederholenden, hin- und hergehe[illegible]
[illegible] oder oscillirende Nutat[illegible]
[illegible] unterschieden werd[illegible]
[illegible] Pflanzenglieder in eine [illegible]
[illegible] Blüthen, die Ueberführu[illegible]
[illegible] Stellung, sind Beispi[illegible]
[illegible] von den periodisch[illegible]
[illegible] Staubgefässe währe[illegible]
[illegible] durchlaufen, so ist dan[illegible]
[illegible] sich öfters wiederhole[illegible]
[illegible] Bewegungen geken[illegible]
[illegible] Nutationen bei keiner [illegible]
[illegible] Aenderung eines aus [illegible]
[illegible] kann als ein Erfolg [illegible]
[illegible] dieser Oscillation[illegible]
[illegible] so muss natürlich die [illegible]

[illegible] Vgl. Pfeffer, Period. Bew[illegible]

[illegible] der zwischen nur [illegible]
[illegible] öffnenden, den [illegible]
[illegible] als von ihren [illegible]
[illegible] France 1806. Bd. [illegible]

liche Gleichgewichtslage in diesem Sinne während des Wachsthums verschoben werden.

Wie die Wachsthumsschnelligkeit mehr oder weniger auffallende Hebungen und Senkungen bietet (vgl. II, § 18), schwankt auch die Zuwachsbewegung in den antagonistischen Geweben, denn die Krümmung der Pflanzentheile kommt eben durch das einseitig geförderte Wachsthum an Stengeln, Blättern, Wurzeln u. s. w. zu Stande. Ebenso dauern autonome Nutationen fort in den ausgewachsenen Bewegungsgelenken der Blätter von Leguminosen, Oxalideen u. s. w., in denen die Bewegung durch einen Wechsel der relativen Expansionskraft in den antagonistischen Geweben erzielt wird. Voraussichtlich würde auch in anderen ausgewachsenen Geweben ein Auf- und Abwallen der Expansionskraft häufiger durch Bewegungen kenntlich werden, wenn nicht die zu geringe elastische Dehnbarkeit der Zellwände und der anatomische Aufbau der Pflanzenglieder überhaupt ein Hemmniss für einen bemerklichen Erfolg der in der Zelle angestrebten Variation der Expansionskraft bildete[1]. Wie dem nun auch sei, jedenfalls spricht sich in den thatsächlichen Erfahrungen über Zuwachsbewegung und Nutationen eine innere Neigung der Pflanzenzelle aus, die nach aussen wirksame Expansionskraft aus inneren Ursachen variiren zu lassen, denn die autonomen Wachsthumsoscillationen dürfen wir jedenfalls wesentlich als Erfolg der in der Zelle variablen Ausdehnungskraft ansprechen. Diese autonome Expansionskraft schwankt natürlich in verschiedenen Pflanzen und Pflanzengliedern, ebenso in verschiedenen Entwicklungsstadien in ungleichem Grade. Im Allgemeinen ist dieses aus den spezifisch ungleichen Oscillationen der Zuwachsbewegungen und der Nutationen zu entnehmen, die freilich kein sicheres Maass für die Grösse des Expansionswechsels abgeben können, da ja z. B., wenn letzterer allseitig gleichmässig eintritt, eine seitliche Bewegung der bezüglichen Pflanzenglieder ganz unterbleiben kann, und bei zu geringer Dehnbarkeit der Zellwandung eine merkliche Verlängerung nicht zu Stande kommt. Nach diesen Erwägungen müssen also in den ausgewachsenen und bewegungslos gewordenen Pflanzentheilen die autonomen Oscillationen der Expansionskraft keineswegs immer stark reducirt sein, und dass diese Oscillationen auch ohne Wachsen fortbestehen können, lehren die bei manchen Pflanzen so überaus ansehnlichen autonomen Variationsbewegungen.

Autonome Nutationen fehlen, wie schon angedeutet, vielleicht keinem wachsenden Pflanzentheil gänzlich, und scheinen ebenso keinem noch thätigen Bewegungsgelenk abzugehen. Freilich bestehen hinsichtlich der Ausbildung dieser Nutationsbewegungen weitgehende Unterschiede. Während dieselben bei manchen Pflanzen sehr auffallend sind, treten sie bei anderen so weit zurück, dass sie nur mit Hülfe sorgfältiger Messungen nachgewiesen werden können. Ferner variirt die Schnelligkeit der Bewegungen innerhalb ziemlich weiter Grenzen, und auch der ganze Verlauf der Bewegung bietet graduelle Unterschiede.

Während der Nutationen geht die Spitze des sich bewegenden Organes entweder pendelartig hin und her oder beschreibt mehr oder weniger elliptische oder kreisförmige Figuren. In diesem Falle wird die Bewegung rotirende

1) Vgl. hinsichtlich der Gewebespannung II, § 11 u. § 30.

oder revolutive[1]) Nutation oder Circumnutation[2]), im ersten Falle pendelartige Nutation oder schlechthin Nutation genannt. Die Spitze der durch Wachsthum sich verlängernden Pflanzentheile wird natürlich, eben weil sie fortrückt, bei Circumnutation eine Schraubenlinie, bei pendelartiger Nutation eine Zickzacklinie beschreiben.

Uebrigens zeichnet die Spitze durch Wachsthum oder durch Variation bewegter Pflanzentheile durchgehends keine einfachen geometrischen Figuren, vielmehr zumeist sehr unregelmässige und in aufeinander folgenden Bewegungen nicht genau übereinstimmende Linien. So kann auch derselbe Pflanzentheil zeitweise rotirende, zeitweise pendelartige Nutation ausführen, und obige Unterscheidung kann deshalb nur dazu dienen, die Extreme der Bewegungsformen zu kennzeichnen. Selbst die eleganteste Circumnutation liefert wohl nie genau kreisförmige oder elliptische Curven, und häufig sind auch die langen Achsen der hintereinander beschriebenen Curven nach verschiedenen Richtungen der Windrose orientirt, zudem ist die durchlaufene Bahn häufig eine vielfach hin und her gebogene Linie. Dieses gilt auch hinsichtlich der pendelartigen Nutation, die der Regel nach eine vollkommen gerade Linie nicht liefert. Die Fig. 20 u. 21, welche nach Darwin die auf die Papierebene projicirte Nutationsbewegung eines Cotyledons von Lagenaria vulgaris und Zea mais wiedergeben, zeigen zur Genüge, in wie hohem Grade die Bewegung unregelmässige Curven beschreibt.

Fig. 20. Circumnutation eines 1½ Zoll langen Cotyledons von Lagenaria vulgaris. Die Spitze desselben stand 4¾ Zoll von der senkrechten Glasplatte ab, auf welche seine Bewegungen von 7 Uhr 35 Min. Vorm. am 11. Juli, bis 9 Uhr 5 Min. Vorm. am 14. Juli aufgezeichnet wurden. Die Figur gibt die auf ⅓ reducirte Curve. (Nach Darwin.)

Fig. 21. Zea mais. Cicumnutation des Cotyledons, an einer horizontalen Glasplatte von 8 Uhr 30 Min. Vorm. am 4. Febr., bis 8 Uhr Nachm. am 6. Febr. gezeichnet. Die Bewegung ist ungefähr 25mal vergrössert. (Nach Darwin.)

Aus diesen Curven ist auch zu ersehen, wie die Spitze des nutirenden Organs nicht immer gleichmässig nach einer Richtung vorrückt, sondern gelegentlich sogar kleine rückgängige Bewegungen ausführt und so auch Schlingen in der Curve erzeugt. Auch bei der sehr ausgebildeten Circumnutation von Ran-

1) Dutrochet, Annal. d. scienc. natur. 1844, III sér., Bd. 2, p. 157; Sachs, Lehrbuch, 1873, III. Aufl., p. 758.

2) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 1. — Ich kann hier die deutsche Uebersetzung von Darwin's Werk citiren, da mir durch die Güte der Schweizerbart'schen Verlagsbuchhandlung die Correcturbogen dieses Werkes zur Verfügung standen, welches erst nach Abschluss dieses Manuscriptes complet im Buchhandel erschien.

ken- und Schlingpflanzen kommen ähnliche Unregelmässigkeiten vor, und gelegentlich wurde auch beobachtet, dass die Nutation in die entgegengesetzte Richtung umsetzte. Ferner wechselt die Bewegungsschnelligkeit sowohl bei Circumnutation als pendelartiger Nutation; bei letzterer nimmt übrigens die Schnelligkeit im Allgemeinen, analog wie an einem Pendel, gegen die Enden der Schwingungsbahn hin ab. Bei genügender Vergrösserung betrachtet, rückt die Spitze öfters ruckweise vorwärts und zwar so, dass die ganze Bewegung aus vorwärts und rückwärts gehenden Sprüngen sich zusammensetzt, die in kurzen, aber unregelmässigen Intervallen folgen und mit Ruhepausen wechseln. Eine derartige Bewegung fand Darwin[1]) sehr ausgeprägt u. a. an den Cotyledonen von Brassica oleracea, den Blattlappen von Dionaea muscipula und an den Seitenblättchen von Desmodium gyrans, vermisste sie indess an den Blättern von Drosera rotundifolia.

Die pendelartige Nutation entsteht, indem in der Bewegungszone abwechselnd die rechte und linke Kante relativ länger wird, was in Gelenken durch entsprechende Expansionsänderung, bei Wachsthumsbewegungen durch entsprechendes Wachsthum erzielt wird. Umläuft aber diese relativ ungleiche Verlängerung die Bewegungszone, so dass nacheinander die nach Nord, Ost, Süd, West schauenden Kanten und jede zwischenliegende Kante durch Variation oder Wachsthum die relativ längste wird, so kommt die Circumnutation zu Wege. Um diese zu veranschaulichen, kann man einen steifen Kautschukschlauch an einem Ende festklemmen und nun die freie Spitze in Kreisen oder in Ellipsen herumführen. Wie beim Ausbiegen nach Nord, Ost, Süd und West jedesmal eine andere Linie die Convexität des gekrümmten Schlauches einnimmt, so wechselt auch bei der Circumnutation dauernd die Rückenlinie und natürlich auch die vorausgehende Kante, so dass während eines vollen Umlaufs alle auf den Schlauch gezogenen Längslinien einmal die vorausgehende Kante occupiren. Eine bestimmte Linie rotirt also um den Schlauch, und diese Rotation des Schlauches ist, und zwar in einer der Circumnutation entgegengesetzten Richtung, durchaus nothwendig, um eine Torsion zu vermeiden. Man braucht auch nur zu versuchen, die Spitze des an seiner Basis fixirten Schlauches so herumzuführen, dass immer dieselbe Kante vorausgeht, um die Entstehung dieser Torsion zu constatiren.

Analog wie der Kautschukschlauch, dessen Spitze man kreisförmige, elliptische u. s. w. Linien beschreiben macht, circumnutiren nun auch die Pflanzenglieder. Denn wenn an den überhängenden Sprossgipfel des Hopfens, der Bohne, an eine Ranke u. s. w. eine Längslinie mit Tusche gezogen ist, so trifft man diese während eines Umlaufs abwechselnd an der vorwärts, abwärts, rückwärts und aufwärts gewandten Kante, sieht sie also um die Achse des bezüglichen Pflanzentheils rotiren[2]). Als naturgemässe Folge dieser Circumnutation

---

1) L. c., p. 16, 205, 345, 470. An Desmodium gyrans bemerkte diese Bewegung auch Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 332. Vgl. auch de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 654.

2) Ch. Darwin, Die Bewegungen u. Lebensweise d. kletternden Pflanzen 1876, p. 8; de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 338. — Die citirte Arbeit Darwin's erschien zuerst in Journal of the Linnean Society 1865, Bd. 9 (Referat in Flora 1866, p. 241) und wurde später, vielfach vermehrt, als besonderes Werk veröffentlicht.

bleibt z. B. an den elliptische Bahnen durchlaufenden Seitenblättchen von Desmodium gyrans dauernd die Blattoberseite dem Beobachter zugewandt. Auch dieses lässt sich leicht mit Hülfe eines Kautschukschlauches klar machen, den man vertical vor sich aufstellt und mit nicht zu grossem Elongationswinkel circumnutiren macht. Ein in den Kautschukcylinder eingeklemmter Cartonstreif kehrt dann dem Beobachter dauernd dieselbe Seite zu.

Die Circumnutation erzeugt also keine Torsionen, noch wird sie durch Torsionen hervorgebracht, die freilich, wo sie thätig sind, die Spitze entsprechend herumführen müssen. Bei Schlingpflanzen werden wir noch kennen lernen, dass Torsionen in etwas älteren Stengeltheilen die circumnutirende Bewegung beschleunigen oder verlangsamen (II, § 47). Auch in anderen Fällen kommen gleichzeitig mit der Circumnutation Torsionen in wachsenden Pflanzentheilen zu Stande. Ferner machen sich auch Torsionen in Gelenken durch die Drehung der Blättchen von Phyllanthus u. a. Pflanzen bemerklich[1].

Die wachsenden Zonen sind bei der Wachsthumsnutation nicht in gleichem Grade betheiligt, wie unmittelbar die ungleichförmige Krümmung der bezüglichen Pflanzenorgane anzeigt. Durch solche ungleichartige Betheiligung nehmen u. a. manche freilich nur einmal nutirenden Keimpflanzen eine S-förmige Gestalt an (II, § 43), die sich auch an dem überhängenden Gipfeltheil von Schlingpflanzen, Ranken und überhaupt verschiedenen ansehnlich circumnutirenden Pflanzentheilen findet. Es muss ja immer eine solche Gestaltung herauskommen, wenn die Steigerung des Längenwachsthums, durch welche die rotirende Nutation zu Stande kommt, nicht in allen Internodien gleich schnell und gleichartig den Stengel umkreist. Die hakenförmige Beugung, welche die Stammspitze nutirender Schlingpflanzen häufig bietet, und die bald nach dieser, bald nach jener Richtung gewandt ist, kommt nach de Vries[2] dadurch zu Wege, dass in diesem Spitzentheil das geförderte Wachsthum sich langsamer um den Stamm bewegt, als in den etwas weiter rückwärts liegenden Zonen.

Die von der Spitze eines Pflanzenorgans beschriebene Bahn ist natürlich die Resultante aus den Bewegungen in allen activen Zonen, und hierbei können in ihren Bewegungen wesentlich differirende Partien zusammenwirken. Es ist dieses namentlich dann der Fall, wenn z. B. nutirende Ranken oder Blätter an gleichfalls noch nutirenden Stengeltheilen stehen, gilt übrigens auch für den oben erwähnten Fall, dass S-förmige Beugungen das in verschiedenen Zonen einer Sprossspitze ungleiche Nutationsbestreben anzeigen.

Die Nutationsbewegungen der Glieder einer Pflanze erweisen sich als von einander unabhängig, und selbst die gleichnamigen Organe befinden sich an derselben Pflanze gleichzeitig in verschiedenen Bewegungsphasen, weichen ausserdem in zeitlichem und räumlichem Verlauf der Bewegungen von einander ab. So vollführt nicht selten eines der gedreiten Blättchen von Oxalis acetosella aufsteigende, ein anderes absteigende Bewegung[3], und analoge Differenzen bieten auch die schnell beweglichen Seitenblättchen von Desmodium

---

1) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 345. Vgl. auch Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 159.
2) L. c., p. 338. Vgl. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 10.
3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 155.

gyrans[1]. Aehnliche Unterschiede ergeben sich beim Vergleich der durch Wachsthum nutirenden Blätter und Stengel anderer Pflanzen, und an einem Exemplar von Echinocystis lobata sah u. a. Darwin[2] 2 Ranken in gerade entgegengesetzter Richtung circumnutiren.

Die Fortdauer der Bewegungen bei vollkommener Constanz äusserer Bedingungen lehren, dass diese Nutationen im Entwicklungsgang der Pflanze begründet und von äusseren Verhältnissen unabhängig sind. Letztere würden ja auch, wenn sie die Ursache wären, einen übereinstimmenden Bewegungsgang verursachen, was aber, wie oben mitgetheilt, thatsächlich nicht zutrifft. Werden durch äussere Ursachen anderweitige Bewegungen hervorgerufen, so entspricht natürlich die thatsächlich vollzogene Bewegung der Resultante aus den inducirten und den autonomen Bewegungen. So ist es auch hinsichtlich der täglichen Bewegungen, die, wie auch ihre Nachwirkungen, bei constanter Beleuchtung verschwinden, während die autonomen Bewegungen nach wie vor sich fortsetzen[3].

Historisches. Schon seit langer Zeit sind einzelne autonome Bewegungsvorgänge bekannt. So zogen schon im vorigen Jahrhundert die Bewegungen der Seitenblättchen von Hedysarum die Aufmerksamkeit auf sich, und Hales erwähnte bereits einzelne Nutationen, die wir zu den ephemeren zu stellen haben[4]. Weiter wurde die Circumnutation an Schlingpflanzen durch Palm[5] und Mohl[6] bekannt und durch Letzteren, wie durch Dutrochet erkannt, dass eine solche Bewegung auch manchen nicht windenden Pflanzen zukommt, ebenso constatirte Dutrochet[7] die rotirende Nutation der Ranken. Mohl sah indess irrigerweise, wie in II, § 48 noch mitzutheilen ist, die Circumnutation als eine Folge der Torsion im Stengel an, während Palm jene als eine von der Torsion unabhängige Bewegung richtig erkannte. In der Folge wurden dann mehr und mehr Beispiele von periodischer und ephemerer Nutation bekannt[8] und Darwin[9] zeigte durch ausgedehnte Beobachtungen, dass wohl alle wachsenden Pflanzentheile periodische Nutationen ausführen, die indess bei manchen Pflanzen, der geringen Amplitude der Bewegung halber, erst bei Anwendung von Vergrösserungen deutlich hervortreten.

Die Nutationen der Blättchen von Hedysarum gyrans, sowie der Schlingpflanzen und Ranken mögen wohl immer als im Entwicklungsgang der Pflanze begründete Bewegungen angesehen worden sein, doch sind autonome und inducirte Bewegungen in früherer Zeit gewöhnlich nicht scharf getrennt gehalten worden. Jedenfalls hat aber Dutrochet[10] die Bewegungen der Blättchen von Hedysarum und auch manche andere Nutationen als von äusseren Verhältnissen unabhängige Bewegungen angesprochen, wie denn überhaupt dieser Forscher die Bedeutung äusserer Einflüsse für Wachsthums- und Bewegungsvorgänge im Allgemeinen richtig auffasste[11]. Ferner wurden auch von Sachs[12] autonome und inducirte Bewegungen scharf getrennt gehalten. Nach Klarstellung der principiellen Fragen wird natürlich in einzelnen Fällen immer nur die empirische Forschung entscheiden können, ob eine autonome Bewegung oder eine Receptionsbewegung vorliegt.

---

1) Schon bemerkt von Broussonet, Mémoires d. l'Acad. royale de France 1784, p. 616. — Fernere Beispiele bei Darwin, Das Bewegungsvermögen 1881, p. 91.

2) Kletternde Pflanzen 1876, p. 99. Vgl. ferner ebenda, p. 70, 72 u. a.

3) Pfeffer, l. c., p. 35.

4) Vgl. Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 553.

5) Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 16.

6) Ueber d. Bau u. d. Winden d. Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 105 u. 112.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 12, p. 156.

8) Vgl. die in diesem und in den folgenden Abschnitten citirte Literatur.

9) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881.

10) Mémoires, Brüssel 1837, p. 284; Annal. d. scienc. natur. 1843, II sér., Bd. 20, p. 306.

11) Vgl. II, p. 121. 12) Flora 1863, p. 449.

Methodisches. Die ansehnlichen Nutationen von Schlingpflanzen, Ranken u. s. w. erkennt man ohne weiteres aus den Lagenänderungen der bezüglichen Pflanzentheile. Um die Bahn im Näheren zu verfolgen, kann man mit Ch. Darwin[1] eine halbkugelige Glasschale oder auch eine Glasplatte der Spitze des zu beobachtenden Pflanzentheils gegenüber postiren und die jeweilige Lage der Spitze durch Puncte auf dem Glase markiren. Dem schliessen sich auch die eine Vergrösserung der Bewegung bezweckenden Beobachtungen Darwin's[2] an. Es wurde in diesen mittelst dickflüssiger alkoholischer Schellacklösung ein sehr dünner Glasfaden von $^3/_4$ bis 1 Zoll Länge an die Spitzentheile der zu beobachtenden Objecte befestigt und die Spitze des Fadens durch ein wenig schwarzes Siegellack markirt. Ferner wurde durch ein in die Erde gestecktes Stäbchen unverrückbar ein Cartonstreifen fixirt, auf welchem sich ein schwarzer Punct befand, der, je nach Bedürfniss, neben oder unter das Siegellacktröpfchen eingestellt wurde. Die Verbindungslinie zwischen der Spitze des Glasfadens und dem schwarzen Punct wurde dann genau visirt und der Punct markirt, an welchem sie eine horizontal oder vertical näher oder ferner von der Pflanze aufgestellte Glasplatte durchschnitt. Auf solche Weise sind auch die in Fig. 20 u. 21 eingezeichneten Puncte gewonnen, welche somit die Bewegung, je nach dem Neigungswinkel der Visirlinie, in ungleichem Grade vergrössert angeben. Auch hat Darwin in anderen Fällen an die beiden Enden des Glasfadens zwei sehr kleine Papierdreiecke befestigt und deren Verbindungslinie als Visirlinie benutzt. Sehr geringe Nutationsbewegung wird man vortheilhaft durch mikroskopische Beobachtung der Spitze eines Pflanzentheiles oder eines zu diesen angeklebten Fadens verfolgen. Der nähere Verlauf lässt sich mit Hülfe eines in quadratische Felder getheilten Ocularmikrometers oder durch Aufzeichnen mit Hülfe eines Zeichenapparates markiren. Freilich bedarf es immer Sorgfalt, um durch äussere Einflüsse veranlasste Bewegungen auszuschliessen.

Verbreitung. Darwin konnte an allen wachsenden Organen phanerogamer Pflanzen, an Stengeln, Wurzeln, Blättern u. s. w., periodische Nutation nachweisen. Voraussichtlich sind dieselben ebenso in gradueller Abstufung bei kryptogamischen Gewächsen verbreitet, da den von Darwin untersuchten höheren Kryptogamen Wachsthumsnutationen nicht fehlten und dieselben bei Spirogyra sogar sehr ansehnlich sind[3]. Ebenso sind an allen, zu Variationsbewegungen befähigten Gelenken autonome Bewegungen gefunden worden. Diese sind dem Ausmaass und der Schnelligkeit nach allerdings sehr verschieden, erscheinen übrigens besonders ausgebildet in vielen Fällen, in denen der für die Pflanze daraus entspringende Nutzen evident hervortritt. So ist es hinsichtlich der sehr ausgebildeten Circumnutation der Schlingpflanzen und der Ranken, die im nächsten Abschnitt weiter besprochen werden. Fast so ausgebildet wie bei Schlingpflanzen pflegt die Circumnutation bei Ausläufern zu sein, die eben vermöge dessen leichter durch Hindernisse, etwa zwischen in die Erde gesteckten Stäben, sich hindurchwinden werden (Darwin, l. c., p. 188). Den Wurzeln nützt die Circumnutation, um im Boden Stellen zu treffen, die ihrem Fortwachsen kein Hinderniss entgegen stellen, und im analogen Sinne kommt die Nutation auch den im Boden fortwachsenden Ausläufern und den aus dem Boden hervorbrechenden Stengel- und Blattorganen zu statten. Bei Spirogyra und anderen Conjugaten hat die sehr ansehnliche periodische Nutation für die Fortbewegung des Fadens und das Hervorarbeiten aus Schlamm u. s. w. Bedeutung. Welchen besonderen Zweck die sehr ansehnlichen, durch Variation an Gelenken vermittelten periodischen Nutationen der Blätter von Desmodium, Oxalis, Trifolium u. a. haben, ist noch nicht sicher erkannt. Jedenfalls kann man aber im Allgemeinen sagen, dass die jeder Pflanze zukommenden autonomen Nutationsbewegungen in den Fällen besonders ausgebildet sind, wo diese Bewegungen der Pflanze nützlich werden, während in anderen Fällen die Nutationsbewegungen häufig nur sehr unbedeutende Amplitude erreichen.

Als solche zweckmässige Anpassung erscheint es auch, dass an Schlingpflanzen die ersten, nicht windenden Internodien nur schwach, und erst die windenden Internodien ansehnlich zu nutiren pflegen. Ebenso ist für Schlingpflanzen, Ausläufer, auch für Wurzeln die Circumnutation jedenfalls von Vortheil. Die Bewegung der Wurzeln, ferner der

1) Kletternde Pflanzen 1876, p. 86.
2) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 5.
3) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 218.

nicht windenden Stengel und Blattorgane nähert sich meist mehr der pendelartigen Nutation, wobei übrigens, wie die Blättchen von Oxalis, Trifolium u. a. lehren, die Bewegungen sehr ansehnliche Amplitude erreichen können. Uebrigens führen u. a. die Ranken von Lathyrus aphaca pendelartige Nutation aus[1]), und an Schlingpflanzen, deren überhängender Gipfel ausgezeichnet circumnutirt, kann dieser gelegentlich sich erheben und eine pendelartige Bewegung vollführen[2]). Ebenso gehen die pendelartigen Nutationen gelegentlich auf kurze Zeit in ausgesprochene Circumnutation über. Ist diese sehr ausgebildet, so hält die Bewegung gewöhnlich dauernd eine Richtung ein, doch kommen auch Umwendungen vor, und solche sind bei den immerhin ansehnlich rotirenden Blattkletterern nach Darwin[3]) nicht selten. Weitere Einzelheiten über das Habituelle der Erscheinung müssen in Darwin's citirten Schriften nachgesehen werden.

Ueber Schnelligkeit und Amplitude der periodischen Nutationen können hier gleichfalls nur einige Bemerkungen mitgetheilt werden, durch die übrigens zugleich die extremen Bewegungsgeschwindigkeiten gekennzeichnet werden sollen. Natürlich sind diese mit äusseren Verhältnissen und mit der Entwicklung variabel und erreichen demgemäss in irgend einem Entwicklungsstadium ein Maximum. Es gilt dieses nicht nur für die Wachsthumsnutationen, die jedenfalls mit dem Erlöschen des Wachsens stille stehen, sondern auch für die Variationsbewegungen, die endlich in alten Gelenken träger werden. Bei Schlingpflanzen ist nach Darwin[4]) die Circumnutation in den jüngsten Internodien langsamer als in den nächst älteren, und so erklärt es sich zum Theil, dass Darwin eine Verlangsamung der rotirenden Nutation fand, als er Stengel von Humulus lupulus, Ceropegia, Convolvulus u. s. w. derart an Stützen festband, dass nur noch ein 1 bis 2 Zoll langer Gipfeltheil sich bewegen konnte. An Ranken wird die Circumnutation gewöhnlich erst ansehnlich, nachdem dieselben bis zu $^3/_4$ ihrer Länge erreicht haben[5]). Bei dem begrenzten Wachsthum dieser hält die rotirende Nutation zumeist nicht lange an, und Darwin (l. c., p. 84) fand dieselbe u. a. an den sich schnell bewegenden Ranken von Cobaea scandens schon 36 Stunden nach Beginn erloschen, als die Pflanze in einem Treibhaus gehalten worden war. Sehr gewöhnlich durchläuft ein nutirender Pflanzentheil seine Bahn nicht mit gleichförmiger Schnelligkeit. Diese ist bei pendelartiger Nutation vor und nach dem Umwenden zumeist gering, und ebenso wird es wohl auch sein, wenn eine ausgesprochene Circumnutation die Richtung wechselt. Aber auch bei gleichsinnig fortschreitender rotirender Nutation tritt gelegentlich bedeutende Verlangsamung oder selbst ein Stillstand der Bewegung ein.

Nach Darwin (l. c., p. 25) führe ich hier die mittlere Zeit an, welche der nutirende Sprossgipfel von folgenden Schlingpflanzen im bewegungstüchtigen Zustand zur Vollendung eines Umlaufs gebrauchte.

Scyphanthus elegans	1 Stunde	17 Min.
Akebia quinata	1 »	38 »
Convolvulus sepium	1 »	42 »
Phaseolus vulgaris	1 »	57 »
Lygodium scandens (die Wedel)	5 »	45 »
Lonicera brachypoda	9 »	45 »
Adhatoda cydonaefolia	zwischen 24—48 Stunden.	

Als schnellste rotirende Wachsthumsnutation führt Darwin (l. c., p. 118) die Stengel der nicht windenden Passiflora gracilis an, die im Mittel einen Umlauf in 1 Stunde 1 Minute vollendeten. Aehnliche Bewegungsschnelligkeiten bieten auch die Ranken. Als Beispiel erwähne ich hier nur Cobaea scandens, deren Ranken nach Darwin (l. c., p. 82) einen Umlauf in 1 Stunde 15 Min. bis 1 Stunde 23 Min. ausführten.

1) Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 89.

2) Solche Beobachtungen machte schon Dutrochet an Pisum sativum, Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 314.

3) L. c., p. 27, 35, 63.

4) Kletternde Pflanzen 1876, p. 4, 8, 26 u. s. w. — Einige Beobachtungen an Pisum sind schon von Dutrochet mitgetheilt (Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 323).

5) Darwin, l. c., p. 83, 134 u. s. w.

Ist bei obigen Pflanzen die Amplitude so gross, dass die Sprosse und Ranken zuweilen bis zu 90° gegen die Achse des beschriebenen Kegels geneigt sind, so werden bei weniger nutirenden Organen die Ausbiegungen so gering, dass sie ohne Vergrösserung nicht mehr recht erkennbar sind. So betrug die Amplitude der Bewegung an der Spitze des ersten über den Boden tretenden Internodiums der Keimpflanze von Cucurbita ovifera 0,28 Zoll, von Githago segetum 0,2 Zoll, von Corylus avellana 0,04 Zoll und das erste über Boden tretende Blatt der Keimpflanze von Phalaris canariensis oscillirte um 0,3 Zoll[1]. Bei solcher mässiger Bewegung wurde ein Hin- und Hergang, resp. eine schmale Ellipse vollendet bei Brassica oleracea, Cerinthe major, Cucurbita ovifera in ungefähr 3 Stunden, bei Solanum palinacanthum und Opuntia basilaris in etwa 12 Stunden. Aehnlich liegt es auch mit den Sprossspitzen schon erwachsener Pflanzen. So beschrieb der Stamm von Deutzia gracilis in 11 Stunden 4 enge Ellipsen, während die Sprossspitze von Iberis umbellata und Azalea indica 1 Ellipse in ungefähr 24 Stunden vollendete[2].

Für die autonomen Variationsbewegungen gilt hinsichtlich Amplitude und Zeitmaass Gleiches, wie für die Wachsthumsnutationen. Jedenfalls sehr gering sind die Bewegungen an den Blättchen von Acacia lophantha. Besonders auffallend sind hingegen die Bewegungen der Seitenblättchen von Desmodium gyrans (Fig. 22, *s*). Diese beschreiben elliptische Bahnen, deren lange Achse annähernd parallel dem Hauptblattstiel ist. Einen solchen Umlauf fand u. a. Kabsch[3] bei 35° C. in 85 bis 90 Secunden, bei 28° bis 30° C. in 4 Minuten vollendet, bei 22° C. hörte die auffallende Bewegung auf. Bei sehr schneller Bewegung soll sich dabei nach Hofmeister[4] die elliptische Bahn einem Kreis nähern. Ferner soll die aufsteigende Bahn langsamer als die absteigende Bahn durchlaufen werden[5], was wohl eine Folge davon sein mag, dass während des Aufsteigens die Hebung des Blattgewichts vermehrte Arbeit fordert. Auch das Endblatt dieser Pflanze führt pendelartige Bewegungen geringerer Amplitude von 6—20° aus, die in 10 Secunden bis 2 Minuten (bei 22° bis 25° C.) vollendet werden[6]. Sehr erheblich sind die Schwingungsamplituden der Blättchen von Oxalis acetosella (20—70°) und Trifolium pratense (40—150°), die in $^3/_4$—2 Stunden, resp. in $1^1/_2$—4 Stunden durchlaufen werden. Ueber die wieder geringeren autonomen Bewegungen an den Blättern von Phaseolus, Mimosa u. a. Pflanzen finden sich in meinen citirten Arbeiten Angaben, auch sind in Darwin's neuestem Werk (Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen) verschiedene Beobachtungen mitgetheilt.



Fig. 22. Ein Blatt von Desmodium gyrans. Natürl. Grösse.

Eine ansehnliche Nutation, die nach Gad[7] durch Variation vermittelt wird, führt das Gynostemium in der Blüthe von Stylidium adnatum aus. Dieses wird dabei auf einer Seite seiner Bahn dem Polster des Labellums angepresst und haftet an diesem Blüthenzipfel fest. Deshalb kommt nun, während das Gynostemium eine rückgängige Bewegung anstrebt, eine

1) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 90.

2) Darwin, l. c., p. 182. — Anderweitige Beobachtungen über periodische Nutationsbewegungen finden sich u. a.: F. Müller für Blüthenstiele von Alisma (Jenaische Zeitschrift f. Med. u. Naturw. 1870, Bd. 5, p. 134); Hofmeister für verschiedene Blüthenköpfe (Pflanzenzelle 1867, p. 323); Sachs für Blüthenschaft von Allium porrum (Lehrbuch, III. Aufl., p. 827); Lecoq für Blatt von Colocasia esculenta (Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1867, p. 151); Rodier für Ceratophyllum demersum (Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 961).

3) Bot. Ztg. 1861, p. 355.

4) Pflanzenzelle 1867, p. 332. Hier und bei Kabsch ist anderweitige Literatur über diese Pflanze citirt, ferner bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 553; Treviranus, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 766.

5) Kabsch, l. c., p. 355; Cels, Sylvestre u. Hallé in Annal. d. Botanik von Usteri 1796, Stück 19, p. 63.

6) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 135.

7) Bot. Ztg. 1880, p. 216.

Spannung zu Wege, und wenn dann endlich das Gynostemium sich losreisst, schnellt es mit einer gewissen Gewalt zurück. Diese Ablösung, welche natürlich auch durch Erschütterung erzielt werden kann, wurde von Kabsch[1]) irrig als eine Reizbewegung analoger Art aufgefasst, wie sie für Mimosa pudica und andere Objecte später zu besprechen ist. Nach Gad ist dagegen dem Phänomen die obige Erklärung zu geben, und das Hervorschnellen unterbleibt demgemäss, wenn auf das Labellum ein Stückchen Papier gelegt und hierdurch das Anhaften des Gynostemiums verhindert wird, das nunmehr dem Papier sich anpresst, um nach einiger Zeit seine rückgängige Bewegung zu beginnen. Ein ähnliches Fortschnellen wie in dem oben beschriebenen Fall kann man übrigens auch an den Blättchen von Desmodium gyrans oder von Trifolium pratense beobachten, wenn man dieselben durch einen fixirten Papierstreif oder irgend ein endlich überwindbares Hinderniss in ihrer Bahn aufhält und so eine nach Ausgleichung strebende Spannung in den Gelenken zu Stande kommen lässt.

Ob die von Lindley[2]) beobachteten Bewegungen am Labellum von Megaclinium falcatum und Pterostylis Variations- oder Wachsthumsbewegungen sind, muss erst näher untersucht werden.

Zygnemaceae. Die ansehnlichen Nutationsbewegungen von Spirogyra und anderer Zygnemaceae nehmen besonderes Interesse in Anspruch, weil sie durch entsprechendes Wachsthum in der Wandung der einzelnen Fadenzellen zu Stande kommen, also in analoger Weise, wie in einzelligen Organismen, für welche bis dahin die voraussichtlich gleichfalls thätigen autonomen und periodischen Nutationsbewegungen noch nicht verfolgt wurden. Nachdem Link[3]) und Meyen[4]) diese Nutationsbewegungen an Spirogyra erkannten, wurden dieselben an Spirogyra princeps näher von Hofmeister[5]) verfolgt, der analoge Nutationen auch an einigen anderen Zygnemaceen (Zygnema leiospermum und Craterospermum laetevirens) constatirte. Die in Wasser liegenden Fäden beugen und krümmen sich verschiedentlich, bilden Schlingen, gelegentlich auch korkzieherartige Formen, so dass wohl im Allgemeinen eine mehr oder weniger circumnutirende Bewegung thätig ist. Diese ist ansehnlich genug, um zeitweise die Spitze mit freien Augen merklich fortrücken zu sehen, und innerhalb einer bis einigen Minuten kann der Faden seine Gestalt wesentlich ändern. Uebrigens wechseln dabei Perioden der Ruhe mit Perioden rapider Bewegung. Ebenso ist auch die Zuwachsbewegung ansehnlichen Oscillationen unterworfen, wie schon früher (II, p. 82) mitgetheilt wurde. Diese Wachsthumsmessungen zeigen zugleich, dass die sich bewegenden Fäden wachsen, dass also eine Wachsthumsbewegung vorliegt. Ob auch die Bewegungen der Oscillarieen mit ähnlichen Nutationen verknüpft sind, ist noch zweifelhaft.

Ephemere Bewegungen.

§ 43. Die Glieder eines Pflanzenkörpers streben aus innern Ursachen eine bestimmte, aber mit der Entwicklung veränderliche relative Stellung anzunehmen, und die Bewegungen, durch welche die bezüglichen Stellungsrichtungen erreicht und verändert werden, fassen wir als autonome einmalige oder ephemere Nutationen zusammen. Wir haben hier nur autonome, nicht aber durch äussere Agentien erzielte Bewegungen im Auge, welche letztere für die unter normalen Vegetationsbedingungen jeweilige Gleichgewichtslage von wesentlicher Bedeutung sind. Es ist allerdings nicht immer leicht, den Antheil

---

1) Bot. Ztg. 1861, p. 345.

2) Citirt nach Morren (Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 19, p. 91), der selbst noch weitere Beobachtungen über Megaclinium anstellte.

3) Grundlehren d. Anatom. u. Physiolog. 1807, p. 263.

4) Pflanzenphysiolog. 1839, Bd. 3, p. 567.

5) Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874, Bd. 30, p. 211.

zu bemessen, welchen innere und äussere Ursachen an den relativen Stellungsrichtungen und an Krümmungen u. s. w. von Organen haben; doch wie dem auch im einzelnen Falle sei, jedenfalls lehren viele Erfahrungen die Verbreitung autonomer und ephemerer Nutationen kennen.

An der Lagenänderung, welche mit Entfaltung der Knospen Blätter, Zweige u. s. w. annehmen, sind somit autonome Nutationen durchgehends betheiligt. Auch die Hakenbildung an wachsenden Sprossgipfeln, Ranken u. s. w., sowie die endliche Ausgleichung dieser durch Wachsen, hängt wenigstens vielfach von autonomen Nutationen ab, ebenso die Hebung und Senkung, welche Blüthen durch entsprechendes Wachsthum in den Blüthenstielen erfahren. Eine Bewegung muss ja jedesmal erfolgen, wenn eine Seite eines Organes im Längenwachsthum relativ gefördert ist, und um einen bequemen Ausdruck zu haben, kann man mit de Vries[1]) das relativ geförderte Wachsthum der Oberseite Epinastie, das geförderte Wachsthum der Unterseite Hyponastie nennen, und demgemäss von epinastischer und hyponastischer Krümmung sprechen.

Eine scharfe Grenze zwischen periodischen und ephemeren Nutationen besteht, wie schon früher bemerkt wurde, nicht, doch ist es immerhin geboten, diejenigen autonomen Bewegungsvorgänge gesondert ins Auge zu fassen, durch welche die Gleichgewichtslage der Organe dauernd verändert wird, während in den periodischen Nutationen Bewegungen um eine Gleichgewichtslage ausgeführt werden. Verschiebt sich diese, während die periodischen Oscillationen fortdauern, so werden also dann ephemere und periodische Nutationen gleichzeitig thätig sein, und letztere werden bei irgend einer Lagenänderung in keinem Organe fehlen, das, so lange es bewegungsfähig ist, periodische Bewegungen ausführt.



Fig. 23. Ruta graveolens. Die vorderen Blumenblätter und Staubgefässe sind entfernt. Das Staubgefäss *a* liegt dem Fruchtknoten an, *b* wird sich demnächst anlegen, *c*, dessen Anthere verstäubt ist, war vor einiger Zeit dem Fruchtknoten angepresst.

Mit Rücksicht auf die Verschiebung der Gleichgewichtslage dürfen wir z. B. die Bewegungen der Staubgefässe von Ruta graveolens (Fig. 23) den ephemeren Nutationen zuzählen, obgleich dabei die fraglichen Organe dreimal wesentlich dieselbe Bahn durchlaufen. Denn zunächst entfernt sich mit Entfaltung der Blüthe das Staubgefäss vom Fruchtknoten, dann legt es sich fernerhin demselben in der geöffneten Blüthe an, und bewegt sich von demselben wieder nach den

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1872, Bd. 1, p. 252. — C. Schimper nannte epinastische Zweige solche, deren dem Zenith zugewandte Hälfte sich stärker verdickt. Bericht d. Naturforscherversammlung in Göttingen 1854, p. 87, citirt nach Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 604. Vgl. auch Darwin, Das Bewegungsvermogen d. Pflanzen 1881, p. 226. — Wo nichts weiter bemerkt, ist ein Wachsthum in der Längsachse der Organe gemeint und im Gegensatz zu dieser longitudinalen Epinastie, resp. Hyponastie, kann ja eine einseitig geförderte Verdickung (im Sinne Schimper's) transversale Epinastie, resp. Hyponastie genannt werden. Sofern durch äussere Agentien erzielt, mag von inducirter (paratonischer) Epinastie, resp. Hyponastie geredet, ohne nähere Bezeichnung aber autonome Epinastie, resp. Hyponastie gemeint sein. An autonomen Ursprung hat übrigens auch Schimper die freilich in etwas anderem Sinn von de Vries verwandten Bezeichnungen nicht gekettet, und man ist dieserhalb nicht genöthigt, die bezüglichen Ausdrücke mit Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II. Theil, p. 55) für autonome Vorgänge zu reserviren.

Blumenblättern hin, noch ehe ein Welken der Blüthe beginnt. Solche zweimal oder einigemal sich wiederholende Nutationen werden öfters von Staubgefässen ausgeführt, auch von der Corolle der Blüthen, die sich nach einmaligem Oeffnen dauernd schliessen [1]), und ebenso liessen sich noch für andere Organe ähnliche Beispiele anführen. Scheint es mir auch zweckmässiger, diese Nutationen hier zu behandeln, so soll doch damit nicht bestritten werden, dass sie gleichwohl den periodischen Nutationen angereiht werden könnten.

Nicht selten nimmt ein Pflanzentheil eine S-förmige oder wellenförmige Gestaltung an, indem in einzelnen Zonen desselben Organes epinastisches, in anderen Zonen hyponastisches Wachsthum thätig ist. So werden z. B. die nach Innen spiralig eingerollten Wedel der Farne durch epinastisches Wachsthum entfaltet, und durch weiteres Fortschreiten dieses wird erreicht, dass die entfalteten Theile zunächst etwas concav nach Aussen gekrümmt sind, der jugendliche Theil des Wedels also eine S-Form erreicht. Aehnliches kommt an sich entfaltenden Blättern und an Sprossen, deren Spitze hakenförmig gekrümmt ist, häufiger vor, und so erscheint eine derartige Krümmung auch an dem epicotylen Glied von Pisum sativum, Vicia sativa, Ervum lens und anderen Keimpflanzen [2]). Besonders an den im Dunkeln sich weiter entwickelnden Keimlingen der eben genannten Pflanzen tritt eine wiederholte wellenförmige, über einige Internodien sich erstreckende Beugung auf, welche Wiesner [2]) als undulirende Nutation bezeichnet. Liegen bei diesen Pflanzen die Ausbiegungen in einer Ebene, so sind sie an den jungen Pflanzen von Vicia cracca und sepium, Alnus glutinosa, Berberis vulgaris u. a. nach verschiedener Richtung gewandt, so dass im Allgemeinen das folgende Internodium nach einer andern Himmelsgegend als das vorausgehende geneigt ist. Ob diese, augenscheinlich mit der Blattstellung verknüpfte, abwechselnde Ausbiegung der Internodien nur autonomer Nutation entspringt, hat Wiesner nicht sicher entschieden [3]). Uebrigens kommen, wie im vorigen Paragraphen erwähnt ist, auch bei periodischen Nutationen ähnliche Krümmungen zu Stande.

Zu den autonomen Bewegungen zählen auch die aus inneren Ursachen entspringenden Torsionen und Windungen, die durch eine entsprechend ungleiche Wachsthumsrelation zwischen innern und peripherischen Schichten zu Stande kommen. Es kann nicht hier Aufgabe sein, zahlreiche Beispiele für autonome Torsionen anzuführen. Als Beispiele erinnere ich an die im folgenden Abschnitt zu besprechende Torsion im Stengel der Schlingpflanzen, die in

1) Ueber ephemere Blüthen vgl. de Candolle, Mémoir. d. savans étrang. d. l'institut d. France 1806, Bd. 1, p. 338; Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 238; Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 350.

2) Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien, 1878, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1. Vgl. u. a. ferner Sachs, Lehrbuch, III. Aufl., 1873, p. 758; H. Müller, Flora 1876, p. 67; Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 69; Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 75 u. s. w. — Eine Folge der undulirenden Nutation dürfte wohl auch die von Nägeli (Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, Taf. V) abgebildete wellenförmige Beugung am Stamm und an den Zweigen von Pterothamnion sein.

3) Bei mangelhafter Ausbildung des Blattes wird nach Wiesner (l. c., p. 37) diese Ausbiegung reducirt, für welche der genannte Autor die wohl überflüssige Bezeichnung »unterbrochene Nutation« vorschlägt.

schwächerem Grade auch in andern Fällen vielfach durch einen schiefen Verlauf der Holzfasern bemerklich wird[1]. Die contorte Knospenlage von Convolvulus, die Drehungen am Blumenblatt von Cyclamen und an der Lippe von Himantoglossum hircinum, an Internodien von Chara und am Peristom von Barbula mögen hier noch als Beispiele genannt sein[2]. Ein autonomes Winden findet sich u. a. an dem Schaft der weiblichen Blüthe von Vallisneria spiralis, an den Hülsen von Medicago, und auch die spiralige Einrollung derjenigen Ranken, welche keine Stütze erfassten, gehört hierher.

Auch während der Ausführung dieser ephemeren Torsionen sind wohl öfters periodische Torsionsbewegungen thätig, welche letztere vielfach in einem geringen Grade während der periodischen Nutationen bemerklich werden. Auch hat Sachs[3] am Kürbisstengel beobachtet, dass erhebliche periodische Torsionsbewegungen ausgeführt wurden, während durch Drehung im Internodium die Blätter in die zweireihige Stellung übergeführt wurden. Freilich ist noch näher zu prüfen, in wie weit diese Torsionen autonome sind, da die bezüglichen Drehungen an den ins Dunkle geführten Sprossgipfeln unterbleiben[4].

Bei der allgemeinen Verbreitung ephemerer Nutationen an den sich entwickelnden Blättern und Stengeln bedarf es hier keiner weiteren Beispiele. Uebrigens kommen wir vielfach, namentlich auch in § 74 (Bd. II), auf diese Nutationen als einen für die Stellung von Organen mitbestimmenden Factor zurück. Bei dieser Gelegenheit wird auch der Antheil äusserer Eingriffe auf die Richtung von Pflanzentheilen näher besprochen werden.

Die für Befruchtungsvorgänge bedeutungsvollen Nutationen von Staubgefässen sind ausser bei Ruta u. a. schön bei Parnassia und Dictamnus ausgebildet. Bei Passiflora, Nigella sativa u. a. nutiren zu dem Zwecke der Griffel, und bei Mimulus, Martynia, Arten von Epilobium u. a. führen zu dem Ende die Narbenlappen Nutationen aus. Eine nähere Beschreibung dieser Vorgänge ist hier nicht geboten. Bezügliche Beobachtungen sind schon von Desfontaines[5] und von Medicus[6] mitgetheilt, denen sich eine reichliche Literatur anschliesst; namentlich sind die Staubgefässe von Ruta und Parnassia Gegenstand wiederholter Mittheilungen gewesen. Ich nenne hier Wydler (Flora 1844, p. 752, u. Annal. d. scienc. naturell. 1845, III sér., Bd. 4, p. 280); Kabsch (Bot. Ztg. 1861, p. 35); Carlet (Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 538); Heckel (ebenda 1876, Bd. 82, p. 525, u. Du mouvement végétal, 1875). Der letztgenannte Autor und Engler (Bot. Ztg. 1868, p. 833) behandeln auch Saxifraga. Aeltere Literatur ist z. Th. angegeben bei de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 71; Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 505; verschiedene Beobachtungen sind mitgetheilt bei H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 1873.

Beeinflussung durch äussere Verhältnisse.

§ 44. Alle äusseren Eingriffe, welche einen Einfluss auf die Thätigkeit der Pflanze haben, werden auch mehr oder weniger auf die Ausgiebigkeit der autonomen Bewegungen influiren. Diese fallen deshalb in den unter ungleichen Bedingungen erwachsenen Pflanzen verschieden aus, und wird in einem re-

---

1) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 485.

2) Einige Beispiele bei Wichura, Flora 1852, p. 39, auch Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 201.

3) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1879, Bd. 2, p. 273.

4) Dagegen bilden sich in Internodien mancher anderen Pflanzen im Dunkeln Torsionen aus, die am Licht nicht erscheinen.

5) Histoire d. l'Acad. d. sciences Paris 1787, p. 468.

6) Pflanzenphysiol. Abhandlg. 1803, I, p. 4.

henden Organe neues Wachsthum oder überhaupt neue Thätigkeit erweckt, so wird damit im Allgemeinen auch die autonome Bewegungsfähigkeit wieder beginnen, die ja, wie schon bemerkt, in keinem wachsenden und sich bewegenden Organe zu fehlen scheint. In Folgendem soll nur auf einige derartige Beziehungen zu äussern Bedingungen hingewiesen, übrigens nicht näher beleuchtet werden, wie sich autonome Bewegungen mit den durch Licht, Schwerkraft oder andere äussere Ursachen veranlassten Bewegungen combiniren.

Ein gewisses Ausmaass der Temperatur ist, wie für alle Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, so auch für die autonomen Bewegungen Bedingung. Bei einer optimalen Temperatur gehen die Bewegungen am schnellsten vor sich, wie schon hinsichtlich der Seitenblättchen von Desmodium gyrans erwähnt (p. 192)[1] und auch für verschiedene andere Fälle constatirt wurde. So gebrauchte u. a. in Versuchen Dutrochet's[2]) die Ranke von Pisum sativum bei 5—6° C. zu einem Umlauf 9—11 Stunden, während bei 24° C. ein Umlauf in 1 Std. 20 Min. ausgeführt wurde. Darwin[3]) sah die Internodien und Ranken von Eccremocarpus scaber in einem Kalthaus wohl noch in die Länge wachsen, ohne dass eine auffallende Circumnutation stattfand, welche dagegen im Warmhaus sehr ansehnlich war.

Beleuchtung und Verdunklung hat, wie auf Wachsthumsvorgänge, auch auf autonome Bewegungen einen verschiedenen Einfluss, je nachdem der Erfolg einer kurzen oder länger dauernden Verdunklung ins Auge gefasst wird. Sehen wir hier von heliotropischen Wirkungen ab, und vergleichen den Unterschied zwischen Dunkelheit und allseitiger Lichtentziehung, so scheint nach vorausgegangener Beleuchtung die Bewegung im Dunkeln zumeist annähernd ebenso schnell wie am Licht sich fortzusetzen. Wenigstens ergeben die Beobachtungen über Variationsbewegungen ein solches Resultat[4]), und dasselbe wurde auch an Schlingpflanzen von Darwin[5]) beobachtet. An den fructificirenden Wedeln von Asplenium trichomanes finden dagegen sehr schnelle Bewegungen nach Loomis und Asa Gray[6]) nur am Licht statt, doch muss hier noch geprüft werden, ob es sich hier überhaupt um autonome Bewegungen handelt.

Bei dauernder Lichtentziehung verlangsamen sich allmählich die Bewegungen der Gelenke, bis endlich mit der Dunkelstarre ein Stillstand eintritt[7]). So lange aber der Starrezustand nicht erreicht ist, sind auch noch autonome Bewegungen merklich, und autonome Wachsthumsnutationen scheinen keiner Pflanze zu fehlen, deren Wachsthum im Dunkeln fortschreitet. Ausgedehntere vergleichende Untersuchungen über Schnelligkeit und Amplitude der Bewegungen an etiolirten und am Licht erzogenen Pflanzen fehlen zwar noch, doch

1) Beobachtungen über Averrhoa bilimbi u.a. bei Darwin, Das Bewegungsvermögen etc. 1881, p. 283. Bei höherer Temperatur war hier die Amplitude geringer, die Bewegung aber sehr schnell, während bei niederer Temperatur langsamere Bewegung mit grösserer Amplitude eintrat. Ueber anderweitige ähnliche Beobachtungen vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 155.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér., Bd. 20, p. 312.

3) Kletternde Pflanzen 1876, p. 79; vgl. auch p. 56 für Solanum jasminoides.

4) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 155.

5) L. c., p. 32. Vgl. auch Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 90.

6) Mitgetheilt von Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 217, Anmerkg.

7) Pfeffer, l. c., p. 155.

scheinen in dieser Hinsicht spezifische Verschiedenheiten zu bestehen, so dass bei den einen Pflanzen die Bewegungen reducirt, bei den anderen aber verstärkt werden.

Während die etiolirten Stengel der Bohne und der Ipomoea purpurea nach Mohl[1]) im Dunkeln circumnutiren und winden, geht, wie Duchartre[2]) fand, beides den etiolirten Stengeln von Dioscorea batatas und Mandevillea suaveolens ab, und in diesen unterbleibt im Dunkeln auch die Torsion, welche sonst in älteren Stengeltheilen eintritt[3]). Uebrigens bezieht sich dieses nur auf die etiolirten Stengel, denn die am Licht erzogenen Pflanzentheile von Dioscorea batatas winden auch im Dunkeln[4]).

Aus den abweichenden Richtungsverhältnissen der Blätter u. s. w. etiolirter und an den im Licht erwachsenen Pflanzen lässt sich entnehmen, dass die ephemeren Nutationen im Dunkeln und am Licht gewisse Differenzen bieten, weil eben das Wachsthum der antagonistischen Gewebe unter diesen differenten Bedingungen in verschiedenem Grade afficirt wird. Ein weiteres Eingehen auf dieses Thema mag indess hier unterbleiben[5]).

Voraussichtlich lassen sich sehr viele Beispiele constatiren, in denen die autonomen Bewegungen modificirt werden, weil äussere Eingriffe auf die Thätigkeit im Organismus influiren. Die äusseren Eingriffe sind dann freilich nur indirecte Ursachen der veränderten Bewegungsthätigkeit, und begreiflicherweise wird man in manchen Fällen geneigt sein, die erzielten Bewegungen als von äusseren Ursachen abhängige, also nicht mehr autonome Bewegungen anzusprechen. Ich unterlasse hier, dieses Thema näher zu discutiren, und führe im Folgenden nur einige Beispiele an, in denen offenbar an sich autonome Bewegungen in Folge äusserer Einwirkungen verstärkt oder reducirt werden.

An älteren, fast bewegungslosen Blättern von Dionaea muscipula brachte die Application einer kleinen Menge einer Lösung von kohlensaurem Ammoniak wieder lebhaftere Nutation hervor, und Gleiches wurde von Darwin[6]) an den Drüsenhaaren älterer Blätter von Drosera rotundifolia beobachtet.

An Wurzeln fand Prantl[7]) Wachsthum und Nutation nicht merklich beeinflusst, als er allein die äusserste Spitze entfernte, während das Wegschneiden eines etwas längern Spitzenstückes eine sehr verstärkte Nutation hervorrief. Diese fand Sachs[8]) auch dann an der Wurzel gesteigert, wenn eine Pflanze

---

1) Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 122 u. 150. Für Ipomoea purpurea bestätigt von Sachs, Bot. Ztg. 1865, p. 119.

2) Compt. rend. 1865, Bd. 61, p. 1142. 3) Vgl. über Torsionen auch Bd. 2, p. 19[illegible]

4) De Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 328.

5) Nach Heckel (Du mouvement végétal 1875, p. 351) sind die Bewegungen an den Staubgefässen von Ruta und Saxifraga im Dunkeln langsamer, und nach Carlet (Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 538) sollen sich die Staubgefässe von Ruta im Dunkeln gar nicht bewegen.

6) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 202 u. 204.

7) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 548 u. 534. Derartige Beobachtungen auch schon bei Sachs, ebenda p. 433 u. 469. Nach Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 433) treten solche verstärkte Nutationen nur ein, wenn die Spitze schief abgeschnitten wird.

8) L. c., p. 402.

langsam um eine horizontale Achse rotirte und so, dem gewöhnlichen Einfluss der Schwerkraft entzogen, in horizontaler Richtung fortwuchs (vgl. II, § 63). Auch die Bewegungen der Ranken von Echinocystis lobata werden nach Ch. Darwin [1]) von der Schwerkraft beeinflusst. Wurden nämlich die Stengel dieser Pflanze so niedergebogen, dass die Ranken vertical abwärts gerichtet waren, so hörte die rotirende Nutation beinahe auf, begann aber wieder, nachdem die Ranken in eine horizontale Lage zurückgekehrt waren.

Auch das Gewicht der zu bewegenden Theile und andere mechanische Hemmungen haben einen Einfluss auf die autonomen Bewegungen, der hier nicht weiter behandelt werden soll (vgl. p. 192). — Die angebliche Beschleunigung der Bewegungen der Blättchen von Desmodium gyrans durch Einwirkung schwacher elektrischer Ströme muss jedenfalls erst kritischer Prüfung unterzogen werden [2]).

Von Bedeutung für die Neigung eines Pflanzenorganes, und damit für die Gestaltung der Nutationsbewegungen, sind natürlich auch Gewicht, geotropische Eigenschaften u. s. w. Leicht ist ja zu sehen, wie der nur wenig über eine Stütze hinausragende Sprossgipfel einer Windepflanze durch ein angehängtes Gewicht, oder indem die Belastung mit der Verlängerung des Sprosses steigt, mehr und mehr von der Verticalen abweicht und endlich bogig abwärts hängt. Da aber das statische Moment nahe an der Spitze geringer ist, so krümmt sich diese aufwärts und der herabhängende Spross pflegt so eine **S**-förmige Gestalt zu erhalten.

Mechanische Ursachen der Bewegungen.

§ 45. Die autonomen Variationsbewegungen kommen zu Stande, indem immer in der einen Hälfte des Gelenkes die Expansionskraft zunimmt, während sie in der antagonistischen Hälfte abnimmt, und also die Ausdehnungskraft in einem bestimmten activen Gewebecomplex bald im Steigen, bald im Sinken begriffen ist. Es folgt dieses aus meinen Beobachtungen an operirten Gelenken und aus der Constanz der Biegungsfestigkeit der sich autonom bewegenden unverletzten Gelenke [3]). Denn würde nur in einer Gelenkhälfte die Expansionskraft steigen oder diese im ganzen Gelenke immer gleichsinnig, jedoch in relativ ungleichem Grade zu- oder abnehmen, so würde mit der Zunahme der Gesammtspannung nothwendig die Biegungsfestigkeit der Gelenke ansehnlicher werden. Diese Biegungsfestigkeit blieb aber unverändert [4]), während die Blättchen von Trifolium pratense und Oxalis acetosella Oscillationen von sehr ansehnlicher Amplitude ausführten. Nur bei gleichzeitiger Abnahme und Zunahme der Expansionskraft war ein solches Resultat möglich, denn die Kraft, mit der die Expansion angestrebt wird, ist so ansehnlich, dass sie jedenfalls die Steifigkeit im Gelenke in deutlich messbarer Weise hätte erhöhen müssen, wenn die Dehnkraft in nur einer Hälfte zugenommen hätte, in der antagonistischen Gelenkhälfte aber constant geblieben wäre. Unter solchen Umständen hätte

1) Kletternde Pflanzen 1876, p. 101.
2) Vgl. Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 358; Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 557.
3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 88 u. 156.
4) Ueber die Bestimmung dieser vgl. p. 184.

[illegible] von einzelnen oder aus
[illegible] verden.

[illegible] Ursache autonomer Wachst
[illegible] der Nelenke vermuthen, u
[illegible] dem ewelig schnellst wac
[illegible] in dem relativ
[illegible] werdenden an
[illegible] Sprossgipfel von Phas
[illegible] Chlornatriumlösun
[illegible] Eine solche Verm
[illegible] Sicyos angulatus beoba
[illegible] epinastischer Einro
[illegible] Vermehrung der Krüm
[illegible] die spiralig eingerollte Kno
[illegible] Jedesmal verkürzte sich
[illegible] die derzeit relativ sch
[illegible] demgemäss die Turgordeh
[illegible] langsamer wachsenden Gew
[illegible] mit Wasser die gerade angest
[illegible] bewegung an den Ranken vo
[illegible] cystis lobata, woraus wieder
[illegible] Wirkung in dem schnellst wac
[illegible]

[illegible] § 36.
[illegible] u. s. w. durch Wachsthum vermittelt
[illegible] zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 62. Ueb
[illegible] 324 an, dass nicht allein ein Dehnbarw
[illegible] Wachsthum bei den Nutationen mits
[illegible] der Spelzen der Grasblüthe, welches
[illegible] indem die anschwellenden Lodiculae die

[illegible] 313. — In Versuchen mit Phaseolus m
[illegible] 2, resp. 7 cm und wurde nach Einleg
[illegible] Windungen an zwei epinastisch sich einro
[illegible] und ging auf 0, resp. 2 zurück, a
[illegible] hatten.
[illegible] 1878, p. 6, 22, 24. Separatabz. aus Archives N

Aus diesen Versuchen ist wohl die relativ ansehnlichere Turgordehnung der schnellst wachsenden Hälfte zu entnehmen, doch wird damit allein nicht entschieden, ob bei einer Umwendung der autonomen Bewegung die Turgorkraft in dem nunmehr relativ langsam wachsenden Gewebe abnimmt. Denn auch ohne solche Abnahme, ja sogar bei gleichzeitiger Zunahme der Turgorkraft könnte doch die Nutation in der Bewegungszone sich umkehren, wenn eben die Turgorkraft in den antagonistischen Hälften der Bewegungszone eine entsprechende relative Aenderung erfährt. Die Verlangsamung des Wachsens aber auf der concav werdenden Seite hängt auch von der durch die Einkrümmung erzielten Hemmung ab, und lässt also nicht ohne weiteres auf einen verminderten Turgor dieses Gewebecomplexes schliessen (vgl. p. 181).

Die ansehnlichen Nutationsbewegungen von Spirogyra können indess nicht durch Turgorschwankungen erzielt werden, ebenso nicht die Nutationen, welche an wachsenden Fäden von Oedogonium zu Stande kommen, indem der Zellstoffring zunächst einseitig einreisst[1]). In diesem Falle ist also die einseitig geförderte Dehnung der Haut die Ursache der Nutation, die auch bei Spirogyra durch einseitig gefördertes Wachsthum erzeugt werden muss, wie immer auch diese Förderung im Näheren zu Stande kommen mag. Nach den Beobachtungen Hofmeister's sind die autonomen Wachsthumsoscillationen an Spirogyra princeps sehr ausgiebig, und während der Perioden schnellen Wachsthums ist die Zuwachsbewegung so ansehnlich, dass recht wohl auch die concave Kante eine Verlängerung während der Krümmung erfahren könnte.

So weit die vorliegenden Thatsachen ein Urtheil gestatten, findet die ausgiebigste Nutationskrümmung wohl oft, jedoch nicht immer in der Zone statt, in welcher die Zuwachsbewegung am ansehnlichsten ist. Da vergleichende Untersuchungen in dieser Richtung fehlen, unterlasse ich eine nähere Discussion dieser Frage und bemerke nur, dass nach Wiesner[2]) in den noch **S**-förmig gekrümmten Keimpflanzen ein Wachsthumsmaximum in jedem der beiden Bogen liegt, späterhin aber, nachdem die undulirende Nutation aufgehört hat, nur noch ein Wachsthumsmaximum in der nutirenden Region sich findet.

Die Versuche Wiesner's sind ausgeführt, indem die bezüglichen Pflanzenstengel an einer Seitenkante, um den Zuwachs der neutralen Achse zu messen, mit äquidistanten Marken versehen und deren Entfernung nach je 24 Stunden gemessen wurde. Aus den mit Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus, Soja hispida, Vicia faba, Pisum sativum angestellten Versuchen führe ich hier einige Messungen an dem epicotylen Stengelglied von Vicia faba an, das seiner ganzen Länge nach mit Marken von 2 mm Distanz versehen worden war. Die 4 unteren so markirten Zonen wuchsen überhaupt nicht mehr, für die folgenden Zonen geben die Verticalreihen die nach je 24 Stunden erreichte Länge an. Die jeweiligen Maxima sind durch fettgedruckte Zahlen ausgezeichnet.

Unten								Oben
2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
2,1	2,2	**2,3**	2,1	2,0	2,0	2,0	2,0	**2,1**
	2,2	2,8	**3,2**	3,0	2,0	2,0	2,0	**2,8**
	2,3	2,9	3,5	**3,6**	2,8	2,2	2,4	**3,0**

1) Vgl. die Angaben auf p. 82.

2) Die undulirende Nutation d. Internodien 1878, p. 26, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1.

Abschnitt III. Rankengewächse und Schlingpflanzen.

§ 46. Nicht wenige Pflanzen, deren Achsenorgane in zu geringem Grade tragfähig sind, um aufrechten Wuchs zu gestatten, erheben sich über den Boden, indem sie andere Pflanzen, Mauern, Felsen u. s. w. als Stützen benutzen. Während wir nun Pflanzen ausser Acht lassen, welche einfach auf geneigten Flächen oder über Buschwerk sich ausbreiten, halten wir uns hier an Ranken- und Schlingpflanzen, also an Pflanzen, die ein speziell dem Klettern angepasstes Bewegungsvermögen besitzen.

Die bekanntlich, wie Hopfen, Bohnen u. s. w., um Stützen sich schraubig windenden Schlingpflanzen erreichen ihren Zweck vermöge der rotirenden Nutation. Trifft der so bewegte Sprosstheil auf eine Stütze, so umschlingt er diese aus wesentlich ähnlichen Gründen, wie ein geschwungenes Seil, das sich mit dem freien Ende spiralig oder schraubig um eine Stange windet, auf welche es aufschlägt. Um das Umschlingen zu erzielen, bedarf es also bei solchen Schlingpflanzen nur der Hemmung der Circumnutation durch die Stütze, während der Contact bei Ranken als Reiz wirkt und das Umschlingen der Stütze herbeiführt, indem das Wachsthum auf der berührten Seite verlangsamt wird. Für die Ranken hat also die Circumnutation nur in so weit Bedeutung, als dadurch der Contact der reizbaren Organe mit einer Stütze herbeigeführt wird.

Eine scharfe Trennung zwischen Pflanzen, die mit oder ohne Hülfe reizbarer Organe klettern, ist aber nicht wohl durchzuführen. Denn gelegentlich wirken auch Circumnutation und Reizbarkeit zusammen, und die zugleich reizbaren Stengel von Lophospermum scandens und Cuscuta würden vielleicht ohne Reizbarkeit eine Stütze als Windepflanzen umschlingen. Ueberhaupt sind verschiedene und wohl auch zugleich einige Mittel zum Zwecke des Kletterns nutzbar gemacht, und unter diesen Mitteln gibt es auch solche, in denen ein besonderes Bewegungsvermögen der das Anheften vermittelnden Organe nicht wesentlich für das Erfassen der Stütze in Betracht kommt. Dieses ist u. a. bei den Pflanzen der Fall, welche Ch. Darwin [1]) Haken- und Wurzelkletterer nennt. Bei den ersteren hängen sich hakenförmig ausgebildete Organe an Zweige u. s. w. an, und bei den Wurzelkletterern dienen die Wurzeln als Haftorgane, indem sie hakenförmig gekrümmt sind oder in Spalten sich eindrängen, oder durch ein klebriges Secret an ein Substrat sich anheften. Letzteres Mittel ist übrigens auch bei einigen reizbaren Ranken wirksam.

Zum Ranken und Schlingen sind morphologisch verschiedenwerthige Organe ausgebildet. Bekanntlich unterscheidet man zwischen Blatt- und Stengelranken, und auch manche Wurzeln wirken mehr oder weniger wie Ranken. Dem Winden sind namentlich Achsenorgane angepasst, doch gibt es auch schlingende Blätter, wofür z. B. die Wedel von Lygodium scandens ein ausgezeichnetes Beispiel liefern. Auch unter niedern kryptogamischen Gewächsen finden sich einige Pflanzen, die mit ihren Thallomen eine Stütze umschlingen. Doch sind diese Objecte bisher keinem eingehenderen Studium unterworfen worden.

1) Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen [illegible]

Begreiflicherweise sind die auf eine Stütze angewiesenen Pflanzen nicht gleich gut zum Klettern eingerichtet, und in dieser Hinsicht mehr oder weniger vollkommen ausgebildete Pflanzen finden sich sowohl unter den Schlingpflanzen als auch unter den Rankenträgern. Sind die Schlingpflanzen gut geeignet, an glatten Stämmen emporzusteigen, so vermögen Ranken auch an Spalieren und überhaupt an Stützen zu klettern, an denen Schlingpflanzen sich nicht oder nur mangelhaft erheben. Kommt die Ausscheidung eines klebrigen Secretes hinzu, so gelingt mit diesem Mittel das Klettern an Mauern wohl auch solchen Pflanzen, die den nur auf Umschlingen einer Stütze angewiesenen Pflanzen unzugänglich sind. Diese kurzen Andeutungen, auf welche ich mich hier beschränke, genügen, um darzuthun, dass, je nach der Lebensweise der Pflanze, dieses oder jenes Mittel das dem Zwecke des Kletterns am besten dienliche ist. Im Allgemeinen scheinen übrigens Rankengewächse schneller und sicherer als Schlingpflanzen zu fassen, und auch weniger leicht als diese die einmal gewonnene Stütze wieder zu verlieren.

Je ausgedehnter die Nutation ist und ein je grösseres Areal der Sprossgipfel durchläuft, um so höher ist natürlich die Wahrscheinlichkeit des Erfassens einer Stütze. Es gilt dieses ebensowohl für die Schlingpflanzen, als für die Rankengewächse, bei denen zumeist nicht nur der wachsende Spross, sondern auch die Ranke ansehnlich nutirt, und zuweilen unterstützt noch die tägliche Bewegung des Ranken tragenden Blattes die Circumnutation[1]. Findet die Pflanze auf diese Weise keine Stütze, so werden ihr allmählich auch noch ferner gelegene Stützen zugänglich. Denn mit dem Wachsthum der Pflanze wird zunächst ein längeres Sprossstück bogig überhängend, und bestreicht somit einen grösseren Umkreis während der rotirenden Nutation. Sollte damit kein zum Klettern geeigneter Haltepunct getroffen werden, so senkt sich freilich der Spross bis auf den Boden, aber indem er hier einen Stützpunct findet, erhebt sich nun wieder die circumnutirende Spitze. Nöthigenfalls kann sich dieses Spiel noch einigemal wiederholen, und so wird endlich auch eine ursprünglich fern gelegene Stütze der Ranken- oder Schlingpflanze zugänglich.

Derselben Pflanze können auch gleichzeitig verschiedene Mittel zum Klettern zur Verfügung stehen. In der That winden die Stengel nicht weniger Pflanzen, deren Blätter wie Ranken reizbar sind und Stützen umschlingen. Wo diese rankenden Blätter die Form der Laubblätter mehr oder weniger bewahrten, bei Darwin's Blattkletterern, findet sich nicht selten eine solche Vereinigung, die indess auch bei Vorhandensein fadenförmiger Ranken vorkommt, wie z. B. bei manchen Arten des Genus Bignonia. Begreiflicherweise ist bei den einen Pflanzen das Vermögen zu schlingen, bei den andern die Fähigkeit des Rankens besser ausgebildet, und bei verschiedener Beschaffenheit der Stützen wird die Pflanze das einemal wesentlich mit Hülfe ihrer Ranken, das anderemal vorwiegend mit Hülfe ihres schlingenden Stammes klettern.

Da hier die Ranken- und Schlingpflanzen der vermittelnden Bewegungsvorgänge halber behandelt werden, so kann auf eine Schilderung der besonderen und zweckentsprechenden Eigenheiten einzelner Pflanzen nicht eingegangen werden. Ein reiches Material in dieser Hinsicht bietet Darwin's Werk, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, 1876. Unserem Zwecke entsprechend werden im Folgenden das Schlingen und das

---

1) So bei Mutisia clematis nach Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 90.

Ranken, als zwei besondere Bewegungsvorgänge, getrennt behandelt, und finden die Vorgänge, in welchen an demselben Organ Schlingen und Ranken vereinigt sind, im Anschluss an die rankenden Pflanzen ihre Besprechung. Beispiele für graduelle Abstufung der Befähigung, zu schlingen oder zu ranken, werden die folgenden Paragraphen bieten, in denen aber nicht besonders geschildert werden kann, in wie weit für gegebene Pflanzen Schlingen und Ranken verschiedener Organe nutzbringend zusammenwirkt.

A. Schlingpflanzen.

§ 47. Schlingpflanzen klettern bekanntlich, indem sie eine Stütze schraubig umwinden, und zwar halten wir uns hier allein an diejenigen Pflanzen, welche vermöge der rotirenden Nutation, ohne dass eine durch den Contact mit der Stütze erzielte Reizbewegung mitwirkt, winden. Bei typischen Schlingpflanzen, wie u. a. beim Hopfen, bei der Bohne, bei der Zaunwinde, wird der Stengel in mehr oder weniger steilen Schraubenwindungen um die Stütze geschlungen, und dieser sind jedenfalls die von ältern Stengeltheilen gebildeten Windungen eng angepresst (vgl. Fig. 24). Dasselbe kann auch für die jüngeren, noch wachsenden Internodien, und selbst für die Sprossspitze zutreffen. Die letztere ist aber keineswegs immer der Stange angedrückt, entfernt sich vielmehr gelegentlich, wie auch die jüngsten Internodien, von der Stütze und führt nunmehr Circumnutationen aus, durch welche sie zeitweise wieder der Stange angepresst wird, jedoch diese bei manchen Pflanzen auch nur selten erreicht.



Fig. 24. Convolvulus arvensis (verkleinert).

Ungetrübter treten die Circumnutationen an den über die Spitze der Stange ragenden Sprossgipfeln hervor. Diese sind jetzt während ihrer rotirenden Bewegungen schief aufrecht oder horizontal gerichtet, hängen aber endlich in einem Bogen nach abwärts, indem der Stengel durch das mit der Verlängerung gesteigerte abwärts ziehende Gewicht herabgebogen wird (vgl. II, p. 199).

Diese Circumnutation, an der immer eine Anzahl wachsender Internodien und oft ein beträchtlich langes Stengelstück Theil nehmen, ist nun die Ursache des Windens, sobald der sich bewegende Spross mit irgend einer Flanke auf eine vertical stehende Stange trifft. Denn vermöge der nach derselben Richtung fortschreitenden Bewegung wickelt sich der Spross in wesentlich analoger Weise um die Stütze, wie ein im Kreise geschwungenes Tau, das man an eine Stange anschlagen lässt, und das sich um diese natürlich auch in einer aufsteigenden Spirale schlingt, wenn neben der horizontalen zugleich eine verticale Componente auf die Bewegung wirkt.

Das Winden ist also von der durch entsprechendes Wachsthum erzeugten circumnutirenden Bewegung abhängig, und Winden tritt ein, sobald diese Bewegung in entsprechender Weise aufgehalten wird. Ist aber eine dünne Stütze

etwa ein Eisendraht oder ein Bindfaden geboten, so legen sich die Windungen zunächst nicht an, da jede Pflanze nur Windungen von einem gewissen, spezifisch verschiedenen Durchmesser bildet, der übrigens wesentlich ansehnlicher sein kann, als der Durchmesser eines gewöhnlichen Eisendrahtes. Mit der Zeit freilich pressen sich die Windungen auch einer sehr dünnen Stütze an, indem sie durch entsprechendes Wachsen steiler werden, also sich aus analogem Grunde verengern, wie die Windungen einer Spiralfeder, die gewaltsam in die Länge gezogen wird.

Diese Streckung der Windungen wird durch die geotropische Eigenschaft der Stengeltheile veranlasst, vermöge der diese bestrebt sind, sich vertical zu stellen, und, sofern die Pflanze aufrecht bleibt, dieses auch erreichen, wenn die dünne Stütze aus den Windungen entfernt wird. Bleibt aber die Stütze, so pressen sich die Windungen mit einer dem Wachsthum, resp. den bezüglichen Componenten entsprechenden Kraft an, und diese ist ausreichend, um aus dünnem Papier geformte Hohlcylinder zusammenzudrücken[1]).

Die positiv geotropische Eigenschaft der jugendlichen Stengeltheile hat übrigens schon Einfluss auf die Richtung des noch freien circumnutirenden Sprosstheils, und ist ebenso mitentscheidend für die Steilheit der sich eben bildenden Windungen, die bei manchen Pflanzen flacher, bei andern steiler ausfallen. Uebrigens hat eine Stütze, deren Durchmesser den Diameter der von der Pflanze angestrebten Schraubenwindungen übertrifft, auf den Neigungswinkel dieser schon während des Windens Einfluss, und fernerhin werden die Schraubenwindungen natürlich um so steiler, je dünner die Stütze ist, welcher sie sich anzulegen haben. Wird zuvor die Stütze entfernt und strecken sich demgemäss die Stengel gerade, so erhält der Stengel für jede Windung einen Torsionsumgang, wie dieses ja auch zutrifft, wenn man eine Sprungfeder, unter Vermeidung der Retorsion, so weit auszieht, dass der Drath gerade gestreckt wird. Diese Torsion verbleibt in etwas älteren Stengeltheilen, in jüngeren Sprosstheilen wird sie dagegen ausgeglichen, und in den gerade gestreckten Internodien beginnt von neuem die rotirende Nutation[2]).

Da die Stütze nur durch entsprechende Hemmung der bisherigen freien Nutationsbewegung Veranlassung zur Bildung der Windungen gibt, so entstehen diese auch dann, wenn der nutirende Sprosstheil an irgend einer Stelle festgehalten ist, z. B. indem er mit der Rückseite an einen Stab geklebt wird. Die Bildung der Windungen verläuft nun nach de Vries[3]) in derselben Weise, wie beim Umschlingen einer dünnen Stütze, die ja auch zunächst frei in den weiteren Windungen steht, und gerade so, wie nach Entfernung dieser Stütze, gleichen sich fernerhin die frei gebildeten Windungen aus, indem sie zunächst steiler und enger werden. Die Eigenschaft der Pflanzen, zunächst nur Windungen von einem bestimmten, aber spezifisch verschiedenen Durchmesser, diese aber auch dann zu bilden, wenn der circumnutirende Sprosstheil an irgend einer Stelle festgehalten wird, kann man sich gleichfalls an einem im Kreise

---

1) Mohl (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 118) schloss diesen Druck aus den Krümmungen, die ein als Stütze benutzter Bindfaden erfuhr. De Vries (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1837, Bd. I, p. 327) fand, dass die Windungen sich sogleich verengten, wenn die Stütze aus den jugendlichen gewundenen Stengeltheilen von Phaseolus multiflorus entfernt wurde.

2) De Vries, l. c., p. 327 u. 340. 3) L. c., p. 324 u. 339.

geschwungenen dickeren Tau oder an einem Bleidraht klar machen. Wird der bewegte Theil plötzlich an einer Stelle festgehalten, so bildet der freie Theil gleichfalls, auch wenn eine Stütze im Innern fehlt, Spiralen, deren Windungen einen den Verhältnissen entsprechenden Durchmesser haben, denn mit fortschreitender Einkrümmung steigt der Widerstand, welcher sich der ferneren Beugung entgegensetzt. Der Durchmesser der von Schlingpflanzen zunächst gebildeten Windungen ist selbst bei Individuen derselben Art wesentlich verschieden; bei Calystegia sepium fand u. a. de Vries (l. c. p. 326) diesen Diameter zu 1—1,5 cm.

Schon aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass das Winden nur Folge der rotirenden Nutation, nicht aber einer durch den Contact mit der Stütze ausgelösten Reizung ist. Wäre eine solche maassgebend, so würden ohne eine Umschlingung der Stütze freie Windungen nicht entstehen, wie es aber thatsächlich der Fall ist, wenn der basale Theil des in Circumnutation begriffenen Sprossgipfels festgehalten wird. Auch haben directe Experimente von Ch. Darwin und de Vries den Mangel an Reizbarkeit noch weiter erwiesen. Wird nämlich gegen eine beliebige Flanke des circumnutirenden Sprosses ein Druck ausgeübt, so erfolgt kein Winden, wenn die Nutationskraft ausreicht, den angedrückten Körper mit im Kreise herumzuführen. So fand es de Vries [1], als die Stütze aus einem Eisendraht bestand, der von dem einen Arm einer einfachen Drehwage herabhing, welche so aufgehängt war, dass ihre Rotationsachse mit der verlängerten verticalen Achse des von der nutirenden Spitze beschriebenen Kegels zusammenfiel. Der Eisendraht wurde jetzt Tage lang von dem nutirenden Sprosse mit herumgeführt, ohne dass irgend ein Winden stattgefunden hätte. Dasselbe beobachtete auch Ch. Darwin [2], als er eine kleine Holzgabel so an den nutirenden Spross band, dass nur gegen eine Flanke ein Druck ausgeübt wurde, und auch bei wiederholtem Reiben des Sprosses konnte dieser Forscher eine Reizkrümmung der zum Winden befähigten Stengeltheile nicht bemerken.

Bei gleicher Behandlung der Ranken und der reizbaren Stämme von Lophospermum ist eine Reizkrümmung leicht zu constatiren (II, § 19). Ein Einwand aber, dass bei Schlingpflanzen vielleicht nur eine Flanke reizbar sei, ist nicht zu machen, da mit der rotirenden Nutation die vorausgehende Kante dauernd wechselt, und es beim Schlingen ganz gleich ist, welche Kante auf die Stütze trifft. Uebrigens sah auch Palm [3] bereits das Winden der Schlingpflanzen als eine Folge der rotirenden Nutation an, ohne gerade unbedingt beweisende Belege vorzubringen, während Mohl [4] irrigerweise eine Reizbarkeit des schlingenden Gipfels annahm.

Die Richtung der Nutation bestimmt natürlich auch die Richtung des Windens, und zwar sind die meisten Pflanzen links (d. h. entgegen dem Laufe des Uhrzeigers und der Sonne) gewunden, wie z. B Phaseolus, Convolvulus sepium, Ipomoea purpurea, Menispermum canadense, Aristolochia sipho, Periploca

---

1) L. c., p. 321. 2) Kletternde Pflanzen 1876, p. 12.

3) Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 20 u. 97.

4) Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 112. — Auch Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 163) scheint einen Contactreiz für Schlingpflanzen anzunehmen.

graeca. Dagegen sind Humulus lupulus, Tamus elephantipes, Lonicera caprifolium und periclymenum Beispiele rechts windender Pflanzen [1]). Die Windungsrichtung ist meist constant, kann jedoch auch für verschiedene Individuen derselben Art different ausfallen, und bei manchen Pflanzen wird wohl auch derselbe Stengel theilweise rechts, theilweise links gewunden gefunden. Als zu der ersten Categorie gehörig lernte schon Dutrochet [2]) Solanum dulcamara kennen. Umwendung der Windungsrichtung kommt u. a. gelegentlich an Ipomoea jucunda und Hibbertia dentata, häufiger an Loasa aurantiaca, Scyphanthus elegans und wohl auch Tropaeolum tricolorum vor [3]).

Eben weil bei den meisten, insbesondere bei den ausgezeichnetsten Windepflanzen, die Nutation eine bestimmte Richtung einzuhalten pflegt, thun dieses auch die Windungen. Uebrigens sind Umwendungen der circumnutirenden Nutation an nicht windenden Pflanzen verbreitet und kommen, wie bemerkt, auch einigen Schlingpflanzen zu. Freilich ist ein Winden ausgeschlossen, wenn durch Umkehrung der Nutation die um eine Stütze geschlungenen Internodienstücke jedesmal wieder abgewickelt werden, sobald dieses aber nicht zutrifft, kann begreiflicherweise Winden ausgeführt werden. Trotz wiederholter Umkehr der Nutation windet aber nach Darwin [4]) Hibbertia dentata gleichsinnig in der Richtung weiter, nach welcher die relativ ausgiebigeren und beständigeren Nutationsbewegungen ausgeführt werden. Natürlich werden sich in diesem Falle jüngere Sprosstheile von der Stütze mit Umkehrung der Nutation abwickeln, doch bedarf es solcher Umkehrung nicht, um zu erreichen, wie es ja allgemein die Schlingpflanzen zeigen, dass zeitweise die ganze Sprossspitze der Stütze angepresst ist, zeitweise von dieser die jüngern Internodien mehr oder weniger weit abstehen. Dieses tritt eben ein, wenn die der Stange zugewandte Flanke relativ gefördert wächst, die Fortdauer der Circumnutation führt dann aber immer wieder die abstehende und eine Kegelfläche beschreibende Sprossspitze an die Stütze von Zeit zu Zeit zurück.

Die verschiedenen Umstände, welche es herbeiführen, dass nicht alle Pflanzen, denen rotirende Nutation zukommt, zum Winden befähigt sind [5]), sollen hier nicht eingehend discutirt werden. Bemerkt ist übrigens schon, wie eine häufigere Umwendung der Circumnutation das Zustandekommen von Windungen verhindern kann, und begreiflicherweise wird solches erreicht, wenn der Elongationswinkel des rotirenden Sprosses zu klein ist oder dieser zu sehr gestreckte Ellipsen beschreibt. Der nur geringeren Circumnutation halber pflegt die Fähigkeit zu winden bei ausgezeichneten Schlingpflanzen dem ersten oder den ersten Internodien der Keimpflanzen und der aus Rhizomen oder aus oberirdischen Stämmen sich entwickelnden Triebe abzugehen, die zum Theil, wie bei Hopfen, Bohne, nicht unerhebliche Länge erreichen, jedoch kräftig genug sind, um ohne Stütze sich aufrecht zu erhalten [6]).

Bestimmte Achsentheile sind ausserdem bei manchen Pflanzen unfähig,

---

1) Weitere Beispiele bei Mohl, l. c., p. 125; Palm, l. c., p. 28, und in den citirten Schriften von Ch. Darwin und de Vries.

2) L. c., p. 163. 3) Ch. Darwin, l. c., p. 27 u. 47. 4) L. c., p. 47.

5) Es war dieses schon Mohl (l. c., p. 112) und Dutrochet (l. c., p. 157) bekannt.

6) Mohl, l. c., p. 104; Ch. Darwin, l. c., p. 4 u. 26.

eine Stütze zu umschlingen. So winden u. a. nur die Seitenzweige von Tamus elephantipes[1]), und nach Darwin[2]) ist bei einer kletternden Species von Asparagus nur der Hauptspross, bei Combretum argenteum sind nur dünne, aus den Hauptzweigen entspringende Sprosse zum Winden bestimmt. Ferner sind nach Léon[3]) gewisse Varietäten von Phaseolus multiflorus keine Schlingpflanzen, und nach einigen Erfahrungen scheinen auch einzelne Pflanzen nur bei gewissen äusseren Culturbedingungen Windepflanzen zu werden. Denn nach Darwin[4]) entwickelten sich zwei Arten von Ceropegia und Ipomoea argyroides in England cultivirt als Schlingpflanze, während sie in ihrem Heimathsland, im trockenen Südafrica, nicht winden, und auch hinsichtlich Asclepias nigra und vincetoxicum führt Darwin Angaben an, die einen Einfluss des Standortes, resp. der hierdurch erzielten Wachsthumsverhältnisse auf die Fähigkeit zu schlingen vermuthen lassen.

Als unzweifelhafte Windepflanzen sind bisher nur Gefässpflanzen bekannt, doch mögen wohl fernere Erfahrungen auch schlingende niedere Pflanzen kennen lehren. Wenn nach Palm[5]) längere Fäden von Chantransia sich um Stützen schlingen oder wenn gelegentlich die Rhizoiden von Catharinea undulata[6]) sich gegenseitig umschlingen, so muss für diese und andere Fälle doch noch näher untersucht werden, ob solches ohne Mitwirkung einer Reizbarkeit zu Stande kommt. Ohne solche scheinen übrigens Fäden von Spirogyra praeceps sich zuweilen zu umschlingen, wenn sie in feuchte Luft ragen[7]). Zur Zeit sind auch mit Sicherheit abwärts windende Glieder nicht bekannt und, wie schon bemerkt, führen namentlich Stengel-, doch auch einige Blattorgane Windungen aus.

Die Circumnutation ist schon II, § 42 behandelt und hier auch darauf hingewiesen, dass dieselbe gerade bei den Schlingpflanzen sehr ausgebildet ist und den überhängenden Sprosstheil verhältnissmässig regelmässig in Kreisen oder Ellipsen herumführt. Bei den meisten Schlingpflanzen ist nach Darwin (l. c., p. 4) der nutirende Sprosstheil aus 2–3 in Streckung begriffenen Internodien, bei Hoya carnosa aber z. B. aus 7 Internodien zusammengesetzt. Bei dieser Pflanze fand Darwin einen 32 Zoll langen Gipfeltheil nutirend, und ein freier Schössling des Hopfens beschrieb Kreise von 19 Zoll Durchmesser.

Da der Spross während der Circumnutation um seine Achse rotirt, so wird jede beliebige Flanke an die Stütze treffen können, immer aber wird derselbe Erfolg erreicht. Dass die Flanken in der That gleichwerthig sind, hat de Vries (l. c., p. 329) direct gezeigt, indem er nach Entfernung der Stütze die schon gebildeten Windungen sich wieder ausgleichen liess und dann dafür sorgte, dass eine andere Flanke an die von neuem gebotene Stütze anschlug. Ein frei nutirender Sprossgipfel pflegt übrigens einen Umlauf in kürzerer Zeit auszuführen, als die Ausbildung eines Windungsumgangs in Anspruch nimmt. Ein solcher wurde nach Darwin (l. c., p. 13) von einem Spross der Ceropegia in 9½ Stunden gebildet, der zuvor in 6 Stunden einen Nutationsumlauf vollendet hatte; Aristolochia gigas brauchte zu einer Circumnutation ungefähr 5 Stunden, bedurfte aber 9¼ Stunden zur Vollendung einer Spiralwindung um eine Stütze. Ohne näher die hierbei ins Gewicht fallenden mechanischen Momente zu discutiren, sei darauf hingewiesen, dass wohl auch die mit dem Umschlingen verbundenen Erschütterungen eine Rolle mitspielen mögen, da, wie Darwin zeigte, künstliche Erschütterungen die freie Circumnutation verlangsamen. Ferner ist von Bedeutung, dass nach Darwin ein Umlauf mehr Zeit in Anspruch nimmt, wenn ein Theil des activen Sprossgipfels fixirt ist und also nur eine kürzere Sprossspitze sich bewegen kann.

Heliotropismus. Bei der Abhängigkeit des Windens von der Circumnutation müssen alle Beeinflussungen dieser auch im Winden bemerklich werden. Ohne weiter äussere Agentien in dieser Hinsicht zu besprechen, sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass nach

---

1) Mohl, l. c., p. 4. 2) L. c., p. 32. 3) Citirt nach Darwin, l. c., p. 32.
4) L. c., p. 33. 5) Das Winden d. Pflanzen 1827, p. 44.
6) Vgl. die Abbildungen bei Schimper, Rech. sur les mousses 1848, Tab. 4, Fig. 15 u. 16.
7) Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 226.

Dutrochet und Darwin (l. c., p. 31) Sprosse nach dem Abschneiden langsamer circumnutiren[1]). Bemerkenswerth ist ferner die geringe heliotropische Empfindlichkeit der zum Winden bestimmten Sprosse, welche zumeist keine Krümmung gegen ein Fenster zeigen, wenn sie auch dauernd einseitiges Licht von diesem her erhalten. Immerhin kommt eine gewisse heliotropische Wirkung bei manchen Pflanzen darin zum Ausdruck, dass die Bewegung ungleich schnell vor sich geht, je nachdem sie der Lichtquelle zu- oder abgewandt ist. Bei ausgezeichneten Windepflanzen ist dieser Unterschied durchgehends gering. Nach den während eines ganzen Tages fortgesetzten Beobachtungen an 3 jungen Pflanzen von Ipomoea caerulea und an 4 Pflanzen von Ipomoea purpurea fand Darwin[2]) überhaupt keinen Unterschied, denn im Mittel aus allen 22 Umläufen wurde bei Bewegung nach dem Licht hin ein Halbkreis in 73,95 Minuten durchlaufen, während 73,5 Minuten als Mittelwerth für die vom Licht hinweggehende Bewegung nöthig waren. Doch scheinen nach vorausgegangener Verdunklung die ersten Umläufe am Morgen eine beschleunigte Bewegung nach dem Licht hin zu besitzen. Denn in dieser Richtung wurde der erste Halbkreis am Morgen in 76,8 Minuten durchlaufen, während 63,1 Minuten für den die Pflanze vom Licht hinwegführenden Halbkreis nöthig waren (Mittel aus den Beobachtungen an 7 Pflanzen).

Auf die gleichfalls einem positiven Heliotropismus entsprechende Begünstigung der Bewegung deuten auch Darwin's Beobachtungen an Wistaria sinensis. Nach den über den ganzen Tag sich erstreckenden Bewegungen bedurfte es im Mittel 117, resp. 122 Minuten, um einen dem Licht zugewandten, resp. von diesem abgewandten Halbkreis zu durchlaufen. Diese Mittelwerthe ergeben für die freie Circumnutation von Lonicera brachypoda für einen nach dem Licht hinführenden Halbkreis 229,5 Minuten, für den vom Licht hinwegführenden Halbkreis 202,4 Minuten. Frühere Beobachtungen Darwin's[3]), nach welchen der Unterschied für die dem Licht zustrebenden und für die von diesem hinwegstrebenden Bewegungen ansehnlicher scheinen, übergehe ich, da Darwin dieselben in seinem neuesten Werke als unzureichend ansieht. Gewiss werden ausgedehntere Untersuchungen auch in dieser Hinsicht graduelle Differenzen kennen lernen. Auf eine heliotropische Empfindlichkeit deuten auch Mohl'sche[4]) Beobachtungen, deren Causalität noch näher aufzuhellen ist. Gewisse Pflanzen nämlich vermochten eine Stütze recht wohl zu umschlingen, wenn sie während einer vom Licht hinwegzielenden Bewegung auf dieselbe trafen, während diese Umschlingung nicht gelang, wenn die Sprosse in entgegengesetzter Bewegung begriffen waren, sich also der Schattenseite der Stütze anzulegen hatten. — In dem freilich zu den Wurzelkletterern zu zählenden Epheu ist der hier vortheilhafte negative Heliotropismus ausgebildet.

Geotropismus. Die Bedeutung von Geotropismus und Eigengewicht für Gestaltung der nutirenden Sprossspitze und für Winden ist schon im Allgemeinen angedeutet worden. Wie an dem auf den Boden gesenkten Spross die nun unterstützte Spitze sich aufrichtet, erhebt sich auch der windende Sprosstheil und bildet um die Stütze eine Schraubenwindung, weil mit dem Umschlingen und der so erzielten Verkürzung des frei schwebenden Stengeltheils das abwärts beugende statische Moment verringert wird. Vermöge der Erhebung der Spitze eines auf den Boden gesenkten Sprosses kann jene nun wohl auch diesen herabhängenden Spross als Stütze zum Emporwinden benutzen. Ferner wird gelegentlich auch eine zum Aufrechthalten ausreichende Tragfähigkeit erreicht, indem einige Aeste einer Schlingpflanze sich gegenseitig umwinden.

Als Erfolg des positiven Geotropismus haben wir gleichfalls schon das nachträgliche Steilerwerden der Windungen kennen gelernt, ein Erfolg, vermöge dessen die jüngeren Sprosstheile an der Stütze hinaufgeschoben und, wenn diese nicht lang genug ist, von der

---

1) An solchen Pflanzen scheinen häufiger Windungen ohne Erfassen einer Stütze zu entstehen. Uebrigens kommt dieses auch an mit der Mutterpflanze in Verband gebliebenen Sprossen vor. Mohl, l. c., p. 105; Darwin, l. c., p. 13; de Vries, l. c., p. 325.

2) The power of movement of plants 1880, p. 451. Vgl. über den Heliotropismus der Schlingpflanzen auch Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38.

3) Kletternde Pflanzen 1876, p. 32. — Einige Beobachtungen auch bei Palm, l. c., p. 67, und Dutrochet, l. c., p. 317.

4) L. c., p. 120.

Stange abgeschoben werden. Durch dieses Hinaufschieben **können aber** auch schon gebildete Windungen, analog wie eine Sprungfeder durch **Compression, erweitert** werden. Eine solche Erweiterung erfahren zunächst nach Darwin (l. c., p. 14) **sehr gewöhnlich** die schon gebildeten Windungen.

Eine Folge des geotropischen Aufwärtswachsens ist es auch, **dass horizontale** oder bis zu einem gewissen Grade geneigte Stützen nicht mehr **umschlungen werden.** In Versuchen Mohl's (l. c., p. 132) durfte ein ausgespannter Bindfaden **nicht unter** 20°, resp. unter [illegible] gegen die Horizontale geneigt sein, damit Ipomoea purpurea, resp. ein **Bohnenstengel** denselben noch umschlingen konnte. Einer weiteren Erklärung **bedarf dieses** Verhalten nicht, das sich ja als naturgemässe Folge davon ergibt, dass der um **eine verticale** Achse rotirende Sprossgipfel eine horizontale Stütze nicht mehr fasst und **demgemäss auch** eine Sprossspitze nicht weiter windet, wenn die Stütze horizontal gestellt wird.

Dicke der Stützen. Während, wie bemerkt, jede noch **so dünne, vertical** stehende Stütze umschlungen wird, obgleich sich die Windungen **zunächst nicht anlegen**, darf die Stütze eine spezifisch und individuell verschiedene Dicke **nicht überschreiten**, wenn das Umschlingen gelingen soll. Mohl (l. c., p. 134) sah Phaseolus **multiflorus** noch um [illegible] Zoll dicke Stangen, nicht aber um 9 Zoll dicke Stangen winden. **Lonicera** periclymenum schlingt nach Darwin (l. c., p. 29) noch um Stämme von $4\frac{1}{2}$ Zoll **Durchmesser**, und manche tropische Schlingpflanzen winden sich sogar um viel **dickere Stämme.** Als ein Beispiel individueller Verschiedenheit sei Wistaria chinensis erwähnt, **die de Vries** um Stützen von über 6 Zoll Durchmesser winden sah, während Darwin **eine im Topf** gezogene Pflanze nicht zum Umschlingen von 5—6 Zoll dicken Stützen bringen **konnte.**

Offenbar bewirken verschiedene Ursachen, dass Stützen **einer gewissen** Dicke nicht umschlungen werden, unter anderem werden Länge und **Neigung des nutirenden** Sprossgipfels, sowie der Durchmesser der frei sich bildenden (also **um eine sehr** dünne Stütze entstehenden) Windungen von Bedeutung sein. Schlägt z. B. **eine Schlingpflanze** an eine dicke Stütze an und ist der Durchmesser der in Folge der **Nutationshemmung** entstehenden Windung derart, dass die Sprossspitze nicht auf die **entgegengesetzte Seite** der Stange geführt, sondern einer der Contactstelle näher gelegenen **Flanke angepresst** wird, so wird sich dieselbe an der Stütze vorbeischieben, indem ausserhalb **dieser eine** freie Windung entsteht. Weiter mag wohl auch die in dem angepressten Theil **fortdauernde** rotirende Nutation ein Umwinden dicker Stützen hindern, indem jedesmal **eine Entfernung** der wachsenden Sprosstheile von der Stütze erreicht wird, ehe ein **Umschlingen gelingt.** Es wird das ein ähnliches Phänomen sein, wie es Darwin (l. c., p. 17) **für Ceropegia** Gardneri beschreibt, eine Pflanze, deren weit überhängender **circumnutirender Sprossgipfel** sich an einem Stab hinaufschob, um immer wieder nach einiger Zeit **zurückzufallen.**

Von den angedeuteten Verhältnissen hängt es auch im **Wesentlichen ab**, wie sich die Pflanze gegenüber den in einiger Distanz neben einander **stehenden Stäben** benimmt, ob sie nur einen oder einige gemeinschaftlich umwindet[1]. **Auf das Verhalten** gegenüber flachgedrückten und überhaupt nicht runden Stützen soll hier **nicht weiter** eingegangen werden[2]; übrigens lässt sich der Erfolg im Allgemeinen aus dem **Gesagten leicht** ableiten. Die Form der Stütze hat also jedenfalls einige Bedeutung, im **Uebrigen aber** ist die Qualität des als Stütze dienenden Materials gleichgültig, obgleich eine **gewisse Unebenheit** von einigem Vortheil für die Befestigung (nicht das Umwinden) der mit **Klimmhaaren versehenen** Schlingpflanzen sein kann. Aeltere Anschauungen, welche der **Stütze wohl** auch eine besondere Anziehungskraft beilegten, sind durch Mohl (l. c., p. 72) längst widerlegt.

Weiteres über die Mechanik bei dem und nach dem Umschlingen.

§ 48. Während in jungen Internodien, auch nachdem dieselben eine Stütze umschlungen haben, Torsionen ganz fehlen oder wenigstens sehr schwach sind, bilden sich solche in etwas älteren Internodien aus, in denen deshalb zuvor gerade Längsleisten oder entsprechend aufgetragene Tuschstriche schraubig um

[1] Einige Mittheilungen bei Mohl, l. c., p. 117. [2] Vgl. Mohl, l. c., p. 113.

die Achse gewunden sind. Diese Torsionen entstehen zum Theil schon, während die bezüglichen Stengeltheile noch energisch in die Länge wachsen, nehmen aber häufig noch zu, nachdem das Längenwachsthum ganz oder fast erloschen ist, so dass sie häufig erst in ausgewachsenen Internodien voll ausgebildet zu finden sind[1]. Die Zahl und die Steilheit der Torsion ist spezifisch und individuell verschieden. Während z. B. im Internodium von Aristolochia glauca nach Mohl nur ein Torsionsumgang sich findet, pflegen deren 3—6 in einem Internodium von Ipomoea purpurea zu entstehen. Solche Torsionen sind übrigens nicht auf Schlingpflanzen beschränkt, bei denen sie freilich im Allgemeinen ansehnlich ausgebildet werden, aber auch dann entstehen, wenn die Pflanze überhaupt nicht zum Winden kommt, ja in diesem Falle sogar weitergehen können als an den Pflanzen, die eine Stütze erreichten[2]. An letzteren sind Windungen und Torsionen meist gleichsinnig gerichtet, doch trifft solches nicht in allen Fällen zu. Eine Varietät von Phaseolus vulgaris besitzt z. B. nach Léon eine den Windungen entgegengesetzte Torsion, und nicht allzuselten setzt die Torsionsrichtung in denselben oder in aufeinanderfolgenden Internodien um, während die Pflanze dauernd nach einer Richtung gewunden ist[3].

Diese Torsionen entstehen unabhängig von der Circumnutation und sind nicht die Ursache dieser und des Windens. Es lehren dieses schon die Pflanzen, in deren gewundenen Stengeln keine[4] oder eine den Windungen entgegengesetzte Torsion ausgebildet ist, und ausserdem zeigen Versuche, dass rotirende Nutation und das Winden fortdauern, wenn die etwas älteren Internodien unverrückbar fixirt sind, und dass während dieses Windens die jungen Internodien nicht tordiren. Anderseits kommt aber auch ohne Winden und Circumnutation, z. B. wenn die jungen Sprosstheile entfernt sind, Torsion in älteren Internodien zu Stande[5]. Mohl sah irrigerweise die Torsion in den älteren Internodien als Ursache des Windens an, während dieses von Palm richtig als eine Folge der Circumnutation angesprochen wurde[6].

Freilich müssen die Torsionen in älteren Stengeltheilen unvermeidlich einen gewissen Einfluss auf den Verlauf der Circumnutation und damit auf das Winden haben. Jedenfalls wird ja eine solche Torsion bestrebt sein, den jugendlichen Sprosstheil im Kreise herumzuführen, wie einen Zeiger, der an einer um die eigene Achse sich drehenden Stange angebracht ist. Ist also diese Torsionsdrehung der Circumnutation gleich gerichtet, so beschleunigt sie letztere, während sie im anderen Fall dieselbe verlangsamt, indess nicht aufhebt oder umwendet, da normalerweise einige Nutationsumläufe vollendet sind, ehe ein Torsionsumgang im Stengel sich bildet[7]. Ausserdem werden die Torsionen bestrebt sein, die jugendlicheren, auch die an die Stütze angelegten Inter-

---

1) Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 106; de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 351.

2) Vgl. Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 6; de Vries, l. c., p. 331.

3) Vgl. Darwin, l. c., p. 6; Mohl, l. c., p. 149; Palm, Ueber das Winden d. Pflanzen 1827, p. 30 u. 95; de Vries, l. c., p. 333.

4) Beispiel bei Darwin, l. c., p. 6. 5) De Vries, l. c., p. 333. 6) Vgl. II, p. 189.

7) Darwin, l. c., p. 5; de Vries, l. c., p. 332.

nodien, um die Achse rotiren zu machen, und diesen Umstand müssen wir bei näherer Betrachtung der Gestaltung der Sprossspitze ins Auge fassen.

Die Sprossspitze, auch die der Stütze nicht anliegende, pflegt gegen diese während des Windens mehr oder weniger concav gekrümmt zu sein[1]. Da nun während der Circumnutation und ebenso während des Windens in den jugendlichen Stengeltheilen keine Torsion entsteht, dieselben dieserhalb also in einer dem Winden entgegengesetzten Richtung sich um ihre Achse drehen und die vorausgehende Kante dauernd wechselt[2], so muss also die Concavität der Spitze dadurch erhalten werden, dass die jeweilige Rückseite des Sprossgipfels in relativ gefördertem Wachsthum begriffen ist.

Die für die Erhaltung der Concavität der Spitze maassgebenden, voraussichtlich in gegebenen Fällen graduell verschieden bedeutsamen Factoren sind wohl kaum allseitig befriedigend dargelegt. Jedenfalls kommen in Betracht das durch das Gewicht der Spitze auf die tragenden Internodien ausgeübte Torsionsmoment, dann die Achsendrehungen, welche einmal durch die Nutationsbewegungen und ferner durch die Torsionen in etwas älteren Internodien erzielt werden. Nehmen wir eine Pflanze an, die links windet und deren ältere Internodien gleichsinnig tordiren, so werden die aus dieser Rotation entspringenden Achsendrehungen linkswendig sein, während die durch Circumnutation erzielten Drehungen rechtsläufig sind, und in letzterem Sinne sucht auch das Eigengewicht der concaven und horizontal gerichteten Spitze diese nach abwärts zu drehen. Der Erfolg dieser angestrebten Drehungen und die eigenen Nutationskrümmungen der Spitze müssen dann eben in einem solchen Verhältniss stehen, dass die Concavität der Spitze dauernd nach der Stütze gerichtet bleibt.

Torsionen als Folge eines durch das Gewicht von Blättern u. s. w. erzielten mechanischen Drehungsmomentes werden wir in § 74 (Bd. II) als verbreiteter kennen lernen. Dass solche Torsion durch das Gewicht der Knospe u. s. w. auch an Windepflanzen wirksam ist, geht aus Versuchen von de Vries (l. c., p. 333) hervor, in denen Sprosse von Convolvulus sepium während des Umschlingens einer Stütze eine Torsion in den jüngeren Internodien ausbildeten, welche nach Entfernung der Knospe und der Blätter dieser Stengeltheile unterblieben. Freilich ist nicht untersucht, ob der Erfolg nur der verminderten Belastung zufällt oder durch andere Umstände, z. B. durch die Verwundung, veranlasst wurde. Derartige rückwirkende Beeinflussungen müssen jedenfalls als möglich ins Auge gefasst werden. Nach Harting[4] soll übrigens eine Entfernung der Endknospe des Hopfens eine Vermehrung der Torsionen im Gefolge haben.

Die anderweitigen Torsionen im Stengel sind wesentlich autonomen Ursprungs. Da mit dem Anpressen des Stengels an die Stütze der durch entsprechendes Wachsthum angestrebten Torsion gewisse Hemmungen entgegentreten, so wird verständlich, warum die nicht um eine Stütze gewundenen Exemplare einer Pflanzenart nicht selten reichlicher Torsionen bilden, als die um eine Stütze geschlungenen Individuen. Solche Hemmungen werden schon durch das feste Anpressen der Schlingpflanze an die Stütze erzielt und der einer Torsion entgegentretende Widerstand wird noch durch Klimmhaare, Blätter u. s. w., die sich gegen die Stütze stemmen[5], vermehrt. Ist nun das Stück eines Pflanzenstengels

---

1) De Vries, l. c., p. 323. — Vgl. auch Darwin, l. c., p. 10.

2) Vgl. II, § 46; ferner Darwin, l. c., p. 128; de Vries, l. c., p. 336.

3) De Vries, l. c., p. 337.

4) Linnaea 1847, Bd. 19, p. 502.

5) Vgl. Darwin, l. c., p. 14; de Vries, l. c., p. 334. — Dutrochet's Annahme (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 163), dass Torsionsrichtung und Blattstellungsrichtung gleichsinnig seien, trifft nicht immer zu, wie van Tieghem zeigte (Annal. d. scienc. naturell. 1872, V. sér., Bd. 16, p. 357).

an zwei entgegengesetzten Puncten genügend festgehalten, während das zwischenliegende Stück tordiren kann, so müssen in diesem nothwendig (wie an Ranken, die gefasst haben, II, § 49) gegenläufige Torsionen entstehen. Das Vorkommen solcher ist von verschiedenen Forschern constatirt, und de Vries (l. c., p. 336) hat gezeigt, dass durch Festhalten der Sprosstheile die Entstehung solcher gegenwendigen Torsionen hervorgerufen werden kann.

B. Ranken.

§ 49. Wenn auch hier alle die Pflanzen behandelt werden sollen, welche vermöge reizbarer Organe Stützen erfassen, so wollen wir uns doch in diesem Paragraphen zunächst an die typischen Ranken halten, wie sie u. a. Pisum sativum, Lathyrus-Arten und andere Leguminosen, Cobaea scandens, Bignonia, Eccremocarpus, ferner Cucurbitaceen, Passiflora, Vitis, Cardiospermum halicacabum besitzen. Es sind dieses bekanntlich Stengel- oder Blattgebilde von mehr oder weniger fadenförmiger Gestalt, doch werden wir noch späterhin Blattkletterer zu nennen haben, deren rankende Blätter und Blattstiele die Gestalt der Laubblätter bewahrten, auch sind bei Leguminosen gewöhnlich nur gewisse Theile des Blattes in fadenförmige Ranken umgewandelt.

Treffen reizempfängliche Ranken auf eine Stütze, dann wird diese umschlungen, indem der Contact eine relative Verlangsamung des Wachsens auf der be-



Fig. 25. Bryonia dioica. Die Ranke *r* hat die Stütze *s* umschlungen und im freigebliebenen Theil korkzieherartige Einrollungen mit zwei Wendepuncten gebildet.

rührten Seite veranlasst. Nach dieser Befestigung erfolgt an vielen Ranken eine korkzieherartige Einrollung des freien Theils, vermöge dessen die Pflanzen näher an die Stütze herangezogen werden (Fig. 25). Die Erreichung einer Stütze wird, wie schon in § 46, Bd. II bemerkt wurde, durch die gleichzeitige Circumnutation des Stengels und der Ranken begünstigt, doch geht auffallende rotirende Nutation bei Lathyrus aphaca den Ranken, bei Lathyrus grandiflorus den Ranken und Stengeln ab, an den Ranken von Vitis und einigen andern Pflanzen begünstigt dagegen der negative Heliotropismus das Erfassen einer Stütze. Auch ohne solche besonderen Mittel sind die durch Wachsthum, durch

rte u. a. de Vries[1]) eine bemerkliche Reizkrümmung bis in 4—5 mm von der
ontactstelle entfernte Zonen. Weiterhin werden wir auch noch kennen lernen,
ıss die Contactreizung die schraubige Einrollung des frei bleibenden Theils der
anke beschleunigt.

Wird der berührende Körper entfernt, so schreitet noch einige Zeit die
inkrümmung fort, dann tritt eine rückgängige Bewegung ein, und wenn zeitig
enug die Stütze beseitigt wird, vermögen die noch wachsenden Ranken eine
ichte Krümmung und selbst ganze Windungen wieder auszugleichen[2]). Dabei
eibt die Ranke fortwährend gegen einen neuen Reiz empfindlich, und Darwin
onnte eine Ranke von Passiflora gracilis im Laufe von 54 Stunden 21 Mal bis
ır hakenförmigen oder spiraligen Einkrümmung reizen und sich jedesmal
ieder gerade strecken lassen.

Eine Reizung wird durch Contact mit einem beliebigen festen Körper er-
elt, während Berührung mit Wasser oder auch Besprengung mit Wasser-
opfen, so dass diese mechanische Erschütterungen der Ranken erzielen, nicht
s Reiz wirkt[3]). Von der Empfindlichkeit der Gelenke von Mimosa pudica sind
e Ranken darin unterschieden, dass in den Gelenken ein einzelner Stoss die
olle Reizbewegung auslöst, die Ranken aber einer anhaltenden Berührung
)ruck) eines festen Körpers bedürfen. Indess bestehen in dieser Hinsicht
och verbindende Zwischenglieder, wie aus § 51, Bd. II zu ersehen ist, in
em eine Uebersicht der verschiedenen durch Contact erzielten Bewegungs-
orgänge sich findet.

An den sehr empfindlichen Ranken, wie an denen von Passiflora gracilis
ıd Sicyos angulatus reicht schon eine einmalige Berührung hin, um eine
erkliche Einkrümmung zu erzielen. Als empfindlichste Ranke lernte Darwin[4])
e von Passiflora gracilis kennen, die schon hakenförmig wurde, wenn ein
ückchen Platindrath von 1,23 mgr, oder ein Stückchen baumwollenen Garns
on 2,02 mgr sanft auf die concave Spitze gelegt wurde. Bei vielen andern
anken genügten Schleifen von 4,05 mgr Gewicht, in der Ranke von Cissus
scolor brachte eine Garnschleife von 4,62 mgr keinen Erfolg hervor, während
ne solche von 9,25 mgr reizend wirkte[5]). Uebrigens sind auch die Blattstiele
eler Blattkletterer sehr empfindlich, und eine Schleife von 4,05 mgr genügte
eichfalls, um die Blatttheile von Gloriosa superba zu reizen[6]). An den empfind-
chen Ranken von Passiflora konnte Darwin schon 25 Secunden nach einer Be-
ihrung eine deutliche Bewegung bemerken. Solche tritt auch schnell nach
ner leichten Reibung ein, auf die weniger reizbare Ranken gleichfalls nur
ngsamer reagiren. So verstrich, ehe ein merklicher Erfolg hervortrat, bei den
anken von Dicentra thalictrifolia 1/2 Stunde, von Smilax 1 1/4—1 1/2 Stunden,
nd bei Ampelopsis bedurfte es noch längerer Zeit[7]).

---

1) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 306.

2) Darwin, l. c., p. 119 u. 131; de Vries, l. c., p. 306. — Diese Reizausgleichung ent-
eckte Gray, Edinb. new philos. Journ. 1859, 10, p. 307.

3) Darwin, l. c., p. 119. 4) L. c., p. 131. 5) Darwin, l. c., p. 110.

6) Darwin, l. c., p. 105.

7) Während solcher Einkrümmungen dauert die Circumnutation fort. Diese kann des-
ılb auch unter Umständen eine noch wenig eingekrümmte Ranke von der berührenden Stütze
ıtfernen. — Bei Anhängen von Schleifen wird übrigens nach Darwin (l. c., p. 63 u. 118) die

Bei Bryonia dioica, Vitis vinifera und mehren andern Pflanzen findet man gelegentlich zwei Ranken, die sich gegenseitig umfassen, dagegen führt bei Echinocystis lobata und Bryonia dioica nach Darwin[1]) eine Berührung zweier Ranken derselben Pflanzenart nicht zum Umfassen. Der Grund für dieses Verhalten ist unbekannt, und ebenso ist nicht erklärt, warum eine Ranke von Echinocystis auf einem Theil ihrer Bahn, nämlich dann, wenn sie an den Spross derselben Pflanze anzuschlagen droht[2]), vorübergehend steif und reizunempfänglich wird.

Fasst eine Ranke eine Stütze, so windet sich das ganze freie Ende um diese in einer Spirallinie auf, seltner fallen dabei zwei Windungen übereinander, wohl aber kann die Ranke sowohl aufwärts als abwärts winden, und zwei Ranken derselben Pflanze können zwei entgegengesetzte Windungsrichtungen einhalten[3]). Aber auch auf das basale Stück der Ranke wirkt der Contactreiz, und dem Bestreben nach Aufwinden, wird nur dann nicht Folge geleistet, wenn ein Hemmniss in dem Zuge liegt, der durch die Ausspannung der Ranke zwischen Stütze und Stamm erreicht wird. In der That bilden sich einige Windungen in basipetaler Richtung, wenn man, wie es de Vries[4]) that, die Ranke um eine leichte Papierhülse schlingen lässt, die, frei gemacht, durch diese basipetal entstehenden Windungen dem Stamme genähert wird.

Die sehr reizbaren Ranken legen sich auf den dünnsten Stützen an, bei weniger reizbaren indess verengen sich die Windungen nur bis zu einem gewissen Grad, und nach Sachs[5]) bilden z. B. die Ranken von Vitis vinifera um Stützen deren Durchmesser nicht 2—3 mm erreicht, lockere Windungen. Uebrigens kommt hierbei auch in Betracht, dass mit steigender Dicke der Ranke die Längendifferenz der concaven und convexen Seite grösser werden muss. Damit steht auch in Zusammenhang, dass sich dickere Ranken den Seitenflächen flach gedrückter Stützen nicht anlegen, während sich dünne und reizbare Ranken selbst aus Blech geschnittenen Streifen allseitig anschmiegen[6]).

Stösst eine Ranke an ein Brett, so stemmt sich gegen dieses die in Folge des Reizes sich einkrümmende Spitze und bildet, indem sie die Ranke zurückschiebt, vor dem Brette eine Spiralwindung. Aus gleichem Grunde werden zu dicke Stützen nicht mehr umfasst[7]), und so erklärt es sich auch, dass Ranken um dünnere Stützen in regelmässigen Schraubenwindungen sich anlegen, während diese um dickere Stützen hin und hergebogene Linien bilden. Beim Umschlingen dieser heben sich eben zeitweise einzelne Stellen der Ranke bogig ab, um dann fernerhin unter Bildung eines aufwärts oder abwärts gewandten Bogens der Stütze sich wieder anzupressen[8]).

Eine Ranke vermag auch auf einer runden Stütze die Spitze fortzuschieben und Darwin[9]) beobachtete u. a., dass eine Ranke von Echinocystis lobata eine

---

erzielte Einkrümmung noch einige Zeit theilweise oder ganz ausgeglichen, also die Reizwirkung mit der Fortdauer des Reizes abgeschwächt.

1) L. c., p. 101, 119, 132. 2) Darwin, l. c., p. 101. 3) Mohl, l. c., p. 80 u. 111.

4) L. c., p. 304. 5) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 842.

6) Mohl, l. c., p. 82. 7) Mohl, l. c., p. 81.

8) De Vries, l. c., p. 307. Werden diese seitlichen Ausbiegungen sehr verstärkt, so kann es unter Umständen den Schein erwecken, als seien die Windungen nach zwei Seiten gerichtet. 9) L. c., p. 102.

lich 2—3 Windungen um eine Stütze bildete, die so aufgestellt war, dass die Ranke zunächst nur eine die Stütze nicht ganz umfassende Windung zu Stande bringen konnte. Während dieses Fortrückens sah Darwin die Ranke nicht immer an allen Stellen der Stange anliegen, so dass die Fortbewegung mit einer Art von Schlängeln verknüpft ist, das wohl aus dem noch fortdauernden Längenwachsthum der Ranke, im Verbande mit dem Bestreben, engere Windungen zu bilden, entspringen mag.

Dieses Streben der Ranken nach Verengerung spricht sich in dem Druck aus, den schon Mohl[1]) aus dem Zusammenknittern umschlungener Blätter erschloss, und den man mit de Vries darthun kann, indem man die Ranken einseitig aufgeschnittener Papiercylinder umwinden und durch Druck verengern lässt. Als eine Folge dieses Strebens nach Verengerung der Windungen, vermehrt sich nach der Herausnahme der Stütze Zahl und Durchmesser der Windungen, und de Vries fand u. a., dass eine um eine 6 mm dicke Stange in $5\frac{1}{2}$ Windungen geschlungene Kürbisranke nach dem Isoliren 8 engere Windungen bildete.

Viele Ranken verkürzen sich einige Zeit, nachdem sie die Stütze erfassten, und ziehen so die Pflanze an diese näher heran, können aber natürlich auch einen umschlungenen Körper fortziehen. Ausgezeichnete Ranken bilden während dieses Zusammenziehens mehr oder weniger Schraubenwindungen in dem zwischen Stütze und Pflanze ausgespannten Stück, und nur bei wenigen Ranken unterbleibt eine derartige Contraction, die aber den Blattkletterern abgeht[2]). Hat eine Ranke nicht gefasst, so windet sie sich freilich nach längerer Zeit auch von der Spitze aus zu einer Spirale oder Schneckenlinie auf, allein das verhältnissmässig verspätete Eintreten dieser Einrollung zeigt an, dass letztere durch den Contactreiz beschleunigt wird. Ohne einen solchen unterbleibt denn auch in einigen Fällen, wie bei Vitis vinifera, Bignonia, Ampelopsis hederacea die Einrollung der Ranken[3]). Uebrigens beginnt die Einrollung auch der gereizten Ranken nicht, bevor dieselben ihrer endlichen Länge sich nähern, ist deshalb aber doch gegenüber den nicht an eine Stütze gelangten Ranken sehr beschleunigt. So fand u. a. Darwin an einer zu $\frac{2}{3}$ ausgewachsenen Ranke von Passiflora quadrangularis, die eine Stütze erfasste, nach 2 Tagen die erste Spur einer Zusammenziehung, und nach 2 weiteren Tagen mehrere Spiralen, während eine gleichartige Ranke, die keinen Gegenstand ergriff, erst nach 10 Tagen bogig wurde und in 2 weiteren Tagen eine Spirale bildete. Weitere Folgen eines in das freibleibende Rankenstück sich fortpflanzenden Contactreizes werden im folgenden Paragraphen besprochen.

Aus übrigens rein mechanischen Gründen bilden sich an der an einer Stütze befestigten Ranke entgegengesetzte Windungen in dem frei gebliebenen Stück aus, und hierbei entstehen bei längeren Ranken öfters einige Wendepuncte (siehe Fig. 25, p. 213). Diese bilden sich, weil die Spitze der Ranke nicht rotiren kann, wie es als Folge der Entstehung der Windungen angestrebt

1) L. c., p. 63. 2) Vgl. Darwin, l. c., p. 122.

3) Darwin, l. c., p. 125. — An den verzweigten Ranken von Echinocystis lobata kommt nach Darwin (p. 123) die Einrollung an den Zweigen zu Wege, welche eine Stütze fassten.

4) Darwin hat 5, Léon bis 7 Wendepuncte an einer Ranke gesehen. Darwin, l. c., p. 127. — Die richtige Deutung wurde schon von Mohl (l. c., p. 79) gegeben.

... Einkrümmung ... Verkrümmung ...

... Ranken ... verschieden ...

... Verkrümmung der concaven ...

... einem ... eines ...

... die dieser Flanken entsprechende ...

... Reiz erzielt werden oder sich ...

... Wachsthumsgang der Pflanze einstellen.

... Reizung eine geringe Krümmung erzi...

... wieder völlig ausgeglichen. wä...

... anhaltende Krümmung nur theilweise ...

... ausgewachsenen Ranken aber sich ga...

... Wachsthum die Einkrümmung fixirt ist. ...

... der Zellwandungen entstand. Ebenso w...

... Windungen verhält es sich mit den zw...

... Schraubenwindungen und mit der freiw...

... eine Ranke eine durch kurz dauernde R...

... stellt sich beiderseitig ein ungefähr gl...

... in Salzlösungen die Gestalt der Ranke ...

... Rückgang aber wird die Turgordel...

... Oberseite, die überhaupt in wachsenden R...

... bewahrt, bis endlich mit dem ausgewach...

... ausgeglichen ist. Auch dieses macht sich dadur...

... in Salzlösungen die sonst convexe Oberseit...

... der Zelle bestehenden oder hergestellten osmoti...

... und vermehrt eine Injection mit Wasser die ...

... Krümmungen, indem eben der vermehrte Wasservorrat...

offenbar eine grössere osmotische Differenz hergestellt, als bei der freiwilligen epinastischen Einrollung, denn diese wird durch Wasserinjection weit weniger beschleunigt, als eine durch Contact erzielte Reizkrümmung. Auf die rückkehrende Bewegung, während welcher eine Turgordifferenz nicht vorhanden ist, hat auch die Wasserinjection keinen bemerklichen Einfluss.

Ob nun diese durch Reizung veranlasste Turgordifferenz durch eine relative Abnahme der osmotischen Leistungsfähigkeit des Inhaltes der Zellen auf der Concavseite oder durch eine Steigerung dieser Leistungsfähigkeit auf der convexen Kante oder durch Combination beider Vorgänge zu Stande kommt, ist noch nicht entschieden. De Vries scheint allerdings die Ursache in Zunahme der osmotischen Leistung der Convexseite zu suchen, doch sind zu solcher Annahme zwingende Argumente nicht beigebracht. Freilich würde diese Auffassung gerechtfertigt sein, wenn in der durch Reizung sich einkrümmenden Zone die Wachsthumsschnelligkeit in der neutralen Achse eine Beschleunigung erführe, und so scheint es allerdings nach den unten mitgetheilten Versuchen von de Vries, in denen die Verlängerung auf der concaven und convexen Flanke der nach Reizung eingekrümmten Zone und in den oberhalb und unterhalb liegenden gerade bleibenden Partien der Ranke gemessen wurde. Dagegen muss das Wachsthum in der neutralen Achse jedenfalls dann verlangsamt sein, wenn, wie es Darwin fand, die convex werdende Flanke während der Einkrümmung der Ranke sich nicht verlängert.

Somit ist es noch fraglich, ob in der bei anisotropen Ranken allein reizbaren Seite die Turgorkraft, analog wie bei Mimosa, in Folge des Contacts abnimmt, oder ob in der an sich nicht reizbaren Rückenseite, durch Wechselwirkung mit der Vorderseite der Ranke, eine Steigerung der osmotischen Leistung veranlasst wird. Hierbei habe ich natürlich nur den thatsächlichen Erfolg der Reizung im Auge und lasse ausser Acht, dass in jedem Falle, auch ohne eine Reizbewegung, die osmotische Arbeitskraft in einer wachsenden Zelle absolut steigen muss, wenn mit der Volumzunahme derselbe Turgor erhalten bleiben soll. Uebrigens bieten vielleicht die Ranken selbst hinsichtlich der besprochenen Fragen gewisse Differenzen, und wenn eine Turgorsenkung auf der Vorderseite die Ursache einer Reizbewegung sein sollte, so muss deshalb die freiwillige epinastische Einrollung nicht auf dieselbe Weise zu Stande kommen.

Plasmolytische Versuche. Von den zahlreicheren, von de Vries ausgeführten Versuchen, in denen bestimmt wurde, in wie weit die durch Reizung erzeugten Krümmungen durch Einlegen in eine 20procentige Chlornatriumlösung ausgeglichen wurden, führe ich hier ein Experiment mit den Ranken von Sicyos angulatus an[1]). Die Ranken wurden hierbei durch Anlegen einer dünnen Stütze zum Einkrümmen gebracht, darauf abgeschnitten und plasmolysirt (Tabelle s. umstehend, oben).

Bei Nr. 1 und 2 waren die Windungen völlig ausgeglichen und zudem krümmte sich der Gipfel der Ranke, wie der nicht gereizten Ranken, mit der Oberseite concav. Während der Turgordehnung hatte also hier kein Wachsthum stattgefunden, das indess in Nr. 3—5 schon eingegriffen hatte, da die Windungen nur zum Theil durch Plasmolyse verschwanden. Aehnliche Resultate wurden mit Ranken von Cucurbita pepo, Echinocystis lobata und Bryonia dioica erhalten.

In Versuchen, in denen das zwischen Stütze und Stamm ausgespannte Stück von Sicyos angulatus in Salzlösung gebracht wurde, gingen unter anderem die in einer jungen

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 511.

	Dauer der Berührung	Zahl der Windungen	
		vor der Plasmolyse	nach der Plasmolyse
Nr. 1	1/4 Std.	1/4	0
» 2	1/2 »	1/4	0
» 3	1/2 »	3/4	1/8
» 4	1/2 »	1 1/8	1/4
» 5	3 »	2 1/2	1

Ranke gebildeten zwei Windungen durch Plasmolyse auf 1 1/2 Windungen zurück, während die 17 Windungen (8 1/2 rechts und 8 1/2 links) einer alten Ranke in der Salzlösung unverändert blieben.

Um den Turgorzustand während der Ausgleichung der Reizkrümmung zu untersuchen, wurden zwei Ranken von Sicyos angulatus mit einem Stabe auf der Vorderseite gerieben und erreichten in etwas mehr als 1 Minute, einschliesslich der Nachwirkung, 1 1/4, resp. 7/8 Windung. Nachdem sie während 1/4 Stunde auf 1/2, resp. 5/8 Windung zurückgegangen waren, kamen sie in Salzlösung. In dieser veränderten sie selbst bei 20stündigem Aufenthalt ihre Krümmung nicht, während ungereizte Ranken die Oberseite concav gekrümmt haben würden.

Injection mit Wasser. Als Beispiel für die Beschleunigung der Einrollung durch Injection mit Wasser führe ich hier einen Versuch von de Vries[1]) mit 3 Ranken von Sicyos angulatus an. Diese kamen während 3 Minuten mit einem Eisendraht in Contact, wurden dann von diesem abgeschnitten und sogleich mit Wasser injicirt. Ohne diese Injection würde die Einkrümmung nach Entfernung der Stütze nur langsam und nicht sehr weit gehend fortgeschritten sein, während durch die Injection sogleich eine sehr beschleunigte Bewegung und die endliche Bildung zahlreicher Windungen veranlasst wurde. Ungereizte Ranken verändern bei Injection mit Wasser ihre Form nicht wesentlich.

	Ranke Nr. 1	Ranke Nr. 2	Ranke Nr. 3	
Vor der Injection	1	1	3/4	Windung
1 Min. nach Injection	2	2 1/4	1	»
nach weiteren 20 Min.	5 3/4	5 1/2	4	»
» » 5 Std.	6	4 3/4	3 3/4	»
» » 5 Std.	2 1/2			»

Um das Längenwachsthum auf der Ober- und Unterseite während der Krümmung zu bestimmen, brachte de Vries[2]) auf der Rückenseite der geraden Ranken Tuschmarken an, deren Distanz in dem reizbaren Theil 1 mm, in den anderen Theilen 1 cm betrug. Dann liess er die Ranken um eine Stütze meist 1 oder 2 Windungen ausführen, und zwar meist durch Anlegen der Stütze an eine rückwärts von der Spitze gelegene Zone. Die Bestimmung des Zuwachses in dem nicht gewundenen Spitzentheil und Basaltheil erlaubte dann einen Schluss auf die ohne Reizung zu erwartende Zuwachsbewegung in der gewundenen Partie. Die Länge der gerade [illegible] Zone konnte direct mit dem Maassstab gemessen werden; zur Ermittlung der Länge der [illegible] und concaven Flanke der gewundenen [illegible] wurde der [illegible] Durchmesser der Windungen bestimmt [illegible] der Windungen [illegible] der [illegible]

[illegible]

rechnet, und da die Anzahl der auf der Aussenseite liegenden, ursprünglich um 1 mm von einander entfernten Marken die Länge angab, welche das jetzt eine Windung bildende Stück zu Beginn des Versuches besass, so waren damit die nöthigen Anhaltpuncte gegeben, um die Verlängerung von Innen- und Aussenflanke während des Windens zu bestimmen. Als innerer Durchmesser wurde die Stütze selbst angesehen und der Diameter dieser, sowie der äussere Durchmesser der gewundenen Ranke mittelst einer Mikrometerschraube bestimmt. Auch wurden noch zur Controle Messungen durch Anlegen eines auf Papier gedruckten Maassstabs an die äusseren Windungen und durch Einschiebung eines mit Millimetertheilung versehenen Papiercylinders in die Windungen gemacht, die mit obiger Methode genügend übereinstimmende Werthe lieferten.

In der folgenden Tabelle sind einige der Werthe angeführt, welche de Vries für die um eine Stütze geschlungenen Ranken fand. Das — Zeichen deutet an, dass sich die Innenseite der Windungen um den bezüglichen Werth verkürzte. — Aehnliche Resultate wurden auch für Ranken gefunden, die in Folge eines Reizes freie Windungen bildeten, sowie für die schraubige Einrollung des zwischen Stütze und Basis ausgespannten Theils der Ranke.

	Länge der Ranke	Durchmesser		Beobachtete Dicke der Ranke	Berechnete Länge des		Auf 1 Windung fallende Zahl der ursprünglichen mm-Striche der Ranke	Berechnete Zuwachse auf 1 mm der		Zuwachse am nicht gewundenen Theil der Ranken	
		der Stütze	des äusseren Umkreises der Ranke		inneren Umkreises	äusseren Umkreises		Innenseite d. Windungen	Aussenseite d. Windungen	oberhalb d. Windungen	unterhalb d. Windungen
	mm	mm	mm	mm	mm	mm		mm	mm	pro mm	pro mm
Cucurbita pepo		1,2	2,6		3,77	8,16	3,4	0,1	1,4	0,25	0,15
	120	3,10	4,7		9,72	14,76	9,5	0,0	0,55	0,4	0,05
	170	1,2	2,4	0,6	3,77	7,54	3,9	— 0,05	0,95	0,1	0,05
		1,2	2,8		3,77	8,79	5,0	— 0,25	0,75	0,1	0,1
Bryonia alba	160	0,95	2,1	0,6	2,98	6,59	3,6	— 0,15	0,85	0,15	0,05
Cyclanthera edulis	210	1,2	2,2	0,5	3,77	6,91	3,1	0,2	1,1		
		1,2	2,4		3,77	7,54	5,0	— 0,25	0,5	0,4	0,1
Passiflora alata	210	1,65	2,95	0,65	5,18	9,26	5,1	0,0	0,8	0,2	0,2

Blattkletterer und reizbare Stengel.

§ 50. Von den typischen Rankengewächsen unterscheiden sich die von Darwin Blattkletterer genannten Pflanzen nur dadurch, dass die Organe, vermittelst derer sie klettern, Laubblätter sind, welche ihre Form bewahrten. Diese umschlingen, wie bei verschiedenen Arten von Clematis, Tropaeolum, bei Solanum jasminoides (Fig. 26), bei Fumaria officinalis u. a. mit Hülfe ihrer Blattstiele eine Stütze, oder diese wird von der verlängerten Blattspitze umfasst, wie bei Gloriosa Plantii, Flagellaria indica u. s. w. Uebrigens ist begreiflicherweise zwischen Rankengewächsen und Blattkletterern eine scharfe Grenze nicht zu ziehen, und Corydalis claviculata ist z. B. eine Pflanze, die beiden Categorien zugetheilt werden könnte [1].

Den sensitiven Blättern kommt meist eine ansehnliche Circumnutation zu, die indess auch stark zurücktreten kann, wie bei Clematis glandulosa, während

1) Näheres bei Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 35.

wieder bei anderen Species dieses Genus die kletternden Blätter ansehnlich circumnutiren. Wird eine Stütze getroffen, so geschieht das Umschlingen wesentlich wie bei den Ranken. Zumeist sind die Blattstiele nur im jungen Zustand empfindlich, dann aber gewöhnlich allseitig sensitiv. Doch weichen bei einigen Arten von Clematis die verschiedenen Theile desselben Blattstiels in ihrer Empfindlichkeit bedeutend von einander ab, und die hakenförmige Blattspitze der Blätter von Gloriosa Plantii ist nur an ihrer unteren Fläche reizbar. Als Reiz wirkt bei diesen Blättern, ebenso wie bei den Ranken ein anhaltender Contact, und die sensitiven Theile mancher Blattkletterer sind, wie schon im vorigen Paragraphen bemerkt wurde, sehr empfindlich. Eine schraubige Zusammenziehung des zwischen Stütze und Basis liegenden Theils fehlt den Blattkletterern, wurde indess andeutungsweise an Blattstielen von Tropaeolum tricolorum von Darwin beobachtet.



Fig. 26. Solanum jasminoides (nach Darwin). Der Blattstiel *b* hat die Stütze *s* umschlungen.

Als ein Erfolg des Contactreizes und der damit zusammenhängenden Umfassens der Stütze werden bei den Blattkletterern die Blattstiele vielfach dicker und tragfähiger ausgebildet. Den Beginn solcher Verdickung bemerkte Darwin[1]), nachdem die Blattstiele 2—3 Tage mit der Stütze in Contact waren, und endlich kann der Blattstiel doppelt so dick sein, als er ohne Erfassung einer Stütze geworden wäre. Solche Verhältnisse treten u. a. bei Solanum jasminoides (Fig. 26), Clematis calycina, glandulosa u. a. ein, und theilweise geht damit eine ansehnlichere Entwicklung der Gefässbündel Hand in Hand. Ein Erfolg der Reizung resp. der Umfassung einer Stütze ist ja auch die schraubige Einrollung des zwischen Stütze und Pflanze ausgespannten Rankentheils und vielleicht werden allgemeiner die an einer Stütze befestigten Ranken etwas dicker und tragfähiger. Jedenfalls trifft dieses für die mittelst Haftscheiben sich anklammernden Ranken von Ampelopsis hederacea und Bignonia Tweedyana zu, welche letztere sogar nach einigen Wochen abfallen, wenn sie keine Stütze fassten, andernfalls aber bald bedeutend tragfähiger werden[2]). Bei Ampelopsis fallen die freibleibenden Ranken etwa 2—3 Wochen nach Erreichung ihrer endlichen Grösse ab, und wenn nur einzelne Aeste nicht fassten, bleibt das Abstossen auf diese beschränkt.

In Folge des Contactreizes bilden sich auch die Haftscheiben aus, welche vermittelst klebender Secrete die Ranken von Ampelopsis hederacea (Fig. 27), Bignonia littoralis, capreolata, Hanburya mexicana an Mauern, Bäume u. s. w. anheften. Dass Contactreiz die Ursache dieser Bildungen ist, wurde schon früher mitgetheilt[3]); ebenso dass an Ampelopsis Veitchii auch ohne Reizung eine

1) L. c., p. 69, 57, 37. 2) Darwin, l. c., p. 69, 113, 135.

3) Vgl. II, p. 152. Weiteres über obige Pflanzen bei Darwin, l. c., p. 72, 74, 104, 112. Nach Naudin (Annal. d. scienc. naturell. 1859, IV sér., Bd. 12, p. 89) entwickelt auch Peponopsis adhaerens (Cucurbitaceae) Haftscheiben.

gewisse Ausbildung der Haftscheiben zu Stande kommt. An den freien Ranken von Ampelopsis hederacea ist auf der Rückseite in der Nähe der Spitze ein kleiner Hügel zu sehen, der durch Contact sich zur Haftscheibe fortbildet, indess entstehen solche gleichfalls an anderen Stellen der Ranke, und an den übrigen eben genannten Ranken ist eine Anlage von Haftscheiben nicht präformirt. Bei Ampelopsis bemerkte Darwin im günstigen Fall schon 42 Stunden nach Beginn des Contactes eine merkliche Schwellung und Anheftung der Spitzen junger Ranken.

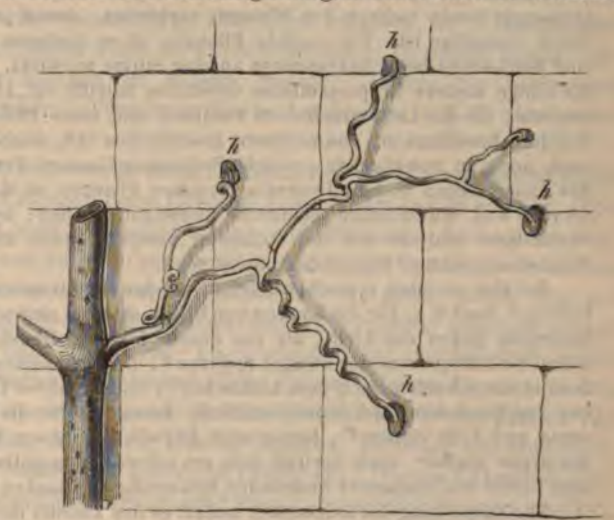


Fig. 27. Ampelopsis hederacea (nach Darwin). Vermittelst der Haftscheiben *h* sind die Rankenäste an einer Mauer befestigt.

Durch Contactreiz wird auch, wie Mohl[1]) zeigte, die Entstehung der Haustorien von Cuscuta und Cassyta veranlasst, vermöge der diese Parasiten die Nahrung aus ihren Nährpflanzen ziehen. In Cuscuta begegnen wir zugleich einer Pflanze, deren offenbar reizbarer Stengel windet. Denn ist auch die Frage hinsichtlich der Reizbarkeit noch nicht endgültig gelöst, so ist doch die Existenz letzterer wohl nicht zweifelhaft, da Cuscuta auch horizontale Stützen umwindet und ihre Windungsrichtung nicht immer mit der Nutationsrichtung übereinstimmt[2]). Ohnehin ist ja auch die Production von Haustorien ein unzweifelhafter Reizerfolg.

Zugleich scheint aber in den successiv entstehenden Stammstücken von Cuscuta die Reizbarkeit zu variiren, denn nach einigen engen, dem Stengel sich anpressenden Windungen entstehen immer einige lockere Windungen, die einer genügend dünnen Stütze sich nicht anlegen und keine Haustorien bilden. Hinsichtlich der Production dieser wird also die Reizbarkeit jedenfalls zeitweise abgestumpft, und es liegt die Annahme nahe, dass ähnliche Unterbrechungen auch bezüglich der zum Umschlingen führenden Reizbarkeit sich einstellen[3]). Uebrigens besitzt auch Lophospermum scandens einen reizbaren, allerdings bei diesem Blattkletterer nicht windenden Stamm[4]), und reizbare Stammorgane bieten ferner die sensitiven Stengelranken.

1) Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen 1827, p. 131. Vgl. ferner Koch, Unters. über die Entwicklung d. Cuscuteen in Hanstein's Botan. Abhandlg. 1874, Bd. 2, p. 121, u. Die Klee- und Flachsseide, 1880.

2) Vgl. Koch, l. c., p. 124. Nach Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, Thl. 2, p. 37) windet Cuscuta nicht um horizontale Stützen.

3) So schon angenommen von Mohl, l. c., p. 114. Vgl. auch Palm, Ueber d. Winden d. Pflanzen 1827, p. 47.

4) Darwin, l. c., p. 55.

Wie im Näheren die bei Cuscuta sehr lebhafte Circumnutation und Reizbarkeit zusammenwirken, ist noch nicht untersucht. Eine gleichsinnig gerichtete Circumnutation unterstützt offenbar das Umschlingen der Stütze durch eine Ranke, doch vermag diese augenscheinlich mit alleiniger Hülfe der Circumnutation, also ohne eine Reizbewegung, eine Stütze nicht zu umwinden.

Reizbarkeit durch Contact ist, wie aus § 51 (Bd. II) zu ersehen, in geringerem oder grösserem Grade vielfach bei Pflanzen verbreitet, denen jene nicht zur Ergreifung einer Stütze dienstbar ist. Für manche Pflanzen ist es übrigens auch noch unentschieden, ob eine Reizbarkeit beim Anklammern an eine Stütze mitwirkt. Vielleicht, dass solches auch für einige niedere kryptogamische Gewächse zutrifft (vgl. II, p. 208). Ebenso ist es auch fraglich, ob die Luftwurzeln von Vanilla [1] und eines Philodendron, die Fr. Müller [2] in Wäldern Brasiliens um Baumstämme geschlungen sah, reizbar sind oder nicht. Weiter ist auch noch zu untersuchen, welche Bedeutung Contact, Feuchtigkeit, Heliotropismus für das Anschmiegen von Luftwurzeln mancher Pflanzen an Mauern und ihre durch klebrige Secrete und Wurzelhaare vermittelte Befestigung haben; ferner, in welchem Grade etwa durch Reiz und die aus der Adhäsion entspringenden mechanischen Hemmungen das Wachsthum solcher Organe beeinflusst wird.

Bei den meisten typischen Ranken ist der Heliotropismus jedenfalls nur gering, und Darwin [3] fand u. a. für die Ranken von Pisum sativum eine gleich schnelle circumnutirende Bewegung gegen das Licht, als von diesem hinweg. Ebenso soll Cuscuta keinen bemerklichen Heliotropismus der Stengel besitzen [4]. Dagegen bewegen sich die Ranken von Passiflora etwas schneller nach dem Lichte hin [5], und negativer Heliotropismus ist einigen Ranken zur Erreichung der Stütze nützlich. Dieses gilt für die Ranken von Ampelopsis hederacea und Vitis vinifera [6], ferner nach Darwin für die von Bignonia capreolata und Eccremocarpus scaber, auch spricht sich ein schwacher negativer Heliotropismus in der nach dem Lichte hin langsamer nutirenden Bewegung der Ranken von Smilax aspera aus [7].

Zur Ausbildung der Reizbarkeit bedarf es des Zutritts des Lichtes, wenigstens bei Bryonia dioica, nicht, da diese Sachs [8] an den im Dunkeln entwickelten Trieben sensibel fand.

In historischer Hinsicht sei hier noch bemerkt, dass eine eingehendere Kenntniss über das Ranken der Gewächse erst mit den im Jahre 1827 erschienenen Arbeiten Palm's und namentlich Mohl's beginnt. Letzterer entdeckte die Reizbarkeit der Ranken durch Contact, erkannte das schraubige Einrollen des nicht windenden Theils, sah übrigens irrig, wie früher bemerkt, das Winden der Schlingpflanzen als einen Erfolg der Reizung an. Dutrochet [9] gab einige Beiträge, namentlich auch hinsichtlich der rotirenden Nutation der Ranken. Die weiteren Aufklärungen über die Rankengewächse brachten dann in erster Linie die oft genannten Schriften von Darwin und de Vries.

Abschnitt IV. **Bewegungen durch mechanische und chemische Reize.**

§ 51. Durch Druck, Stoss, Erschütterung, überhaupt durch mechanische Eingriffe, werden an nicht wenigen Pflanzen auffallendere Bewegungen erzielt

---

1) Mohl, Ranken u. Schlingpflanzen 1827, p. 49; Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 144.

2) Citirt bei Darwin, l. c., p. 144. — Hier finden sich auch noch anderweitige, auf dieses Thema bezügliche Angaben.

3) L. c., p. 88. Nach Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 38) sind die Ranken von Pisum übrigens bei schwachem Licht positiv, bei starkem negativ heliotropisch.

4) Mohl, l. c., p. 119; Koch, l. c., 1874, p. 125.

5) Darwin, l. c., p. 134.

6) Knight, Philosoph. Transact. 1812, p. 314; Mohl, l. c., p. 76; Darwin, l. c., p. 110 u. 111; Wiesner, l. c., p. 38.

7) Darwin, l. c., p. 92, 134.

8) Bot. Ztg. 1863, Beilage p. 12.

9) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 156.

die zwar mit Rücksicht auf die auslösende Ursache, sowie nach habituellem und zeitlichem Verlaufe Unterschiede bieten, welche bei Betrachtung der Extreme hervorstechen, jedoch als graduelle Abstufungen erscheinen, wenn die Gesammtheit dieser Reizbewegungen ins Auge gefasst wird. Wir halten uns hier übrigens allein an Vorgänge, in denen durch den äusseren Anstoss das Bewegungsstreben erst in den activen Geweben geschaffen wird und mit Beseitigung des äusseren Agens eine Rückkehr in die reizempfängliche Lage möglich ist. Demgemäss haben wir solche Erscheinungen nicht zu berücksichtigen, in denen zuvor vorhandene Bewegungsbestrebungen in Action treten, indem die bisherigen Hemmungen beseitigt werden. Vorgänge dieser Art finden in § 60 eine kurze Besprechung.

Mit Rücksicht auf die auslösende Ursache bedarf es zur Veranlassung einer Bewegung entweder eines fortgesetzten Contactes mit einem festen Körper, oder ein einzelner Stoss reicht zur Auslösung einer weitgehenden Bewegung aus. Letzteres trifft zu für Mimosa pudica und die Staubfäden der Cynareen, in denen ein einzelner Stoss, sofern er überhaupt wirksam ist, die ganze unter den gegebenen Bedingungen mögliche Bewegungsamplitude veranlasst. Dagegen bringt in diesen Objecten ein dem reizbaren Theil ohne Stoss aufgelegter fester Körper keine Bewegung hervor, während diese durch solchen Contact in den schon behandelten Ranken, ferner u. a. in den Drüsenhaaren des Blattes von Drosera und in Wurzeln ausgelöst wird, also in Organen, in denen ein einzelner, selbst ein kräftiger Stoss, immer nur geringen Erfolg hat. Diesen Extremen entsprechend sollen demgemäss Contactreize und Stossreize unterschieden werden, welche letztere also bei Mimosa wirksam sind, während ein Contactreiz die Bewegung der Ranken veranlasst. Wie ein Stoss wirkt übrigens begreiflicherweise auch auf die Bewegungsorgane eine genügend kräftige Erschütterung der Pflanze.

Mit dieser Unterscheidung sollen aber nur die durch Bindeglieder verketteten Extreme der Auslösungswirkung markirt sein, und um graduelle Abstufungen zu kennzeichnen, genügen schon unsere derzeitigen Erfahrungen. So bringt ein einzelner Stoss oder eine einzelne Erschütterung nur beschränkte Bewegung in den Blattgelenken von Oxalis acetosella und stricta [1]), überhaupt in auf Stossreiz weniger empfindlichen Pflanzen hervor, in denen die volle Bewegungsamplitude also nur durch wiederholte Wirkungen erzielt werden kann. Anderseits erzeugt schon ein einmaliger Stoss oder eine einmalige Erschütterung [2]) eine merkliche Beugung in den empfindlichsten Ranken, und wie diese können auch die weniger empfindlichen Ranken durch wiederholte Stösse zum weitgehenden Einkrümmen gebracht werden, ebenso wird in den Drüsenhaaren von Drosera durch drei- bis viermalige Berührung schon eine deutlich hervortretende Bewegung erzielt [3]). Diese schreitet überhaupt, soweit die Erfahrungen reichen, in den auf Contactreiz reagirenden Organen fort, wenn in genügend kurzen Intervallen selbst nur schwache Stösse applicirt werden, und zwar sind durch Summation der Wirkungen hier offenbar auch solche Berührungen wirksam,

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 69.
2) Vgl. Bd. II, p. 215, u. de Vries, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 304.
3) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 239.

die das Gelenk einer Mimosa nicht reizen. In diesem löst aber eine genügend kräftige Berührung die volle Bewegungsamplitude aus, während in den Ranken u. s. w. trotz der hohen spezifischen Empfindlichkeit die Auslösung nur allmählich fortschreitet und demgemäss nur bei fortdauernder Wirkung, also nur bei Wiederholung von Berührungen vollständig zu Stande kommt.

Sind aber die Ranken gegen schwache wiederholte Stösse empfindlich, die Mimosa nicht reizen[1], so begreift man, warum sie noch auf Contact mit einem nur leichten festen Körper reagiren, wenn man dessen Wirkung eben als eine ununterbrochene Folge von Berührungen auffasst. So lange aber die mechanische Wirkung dieser Berührung die zur Auslösung nöthige Intensität nicht erreicht, bringt der Contact keinen Erfolg hervor. Demgemäss reagirt ein Drüsenhaar von Drosera oder eine Ranke erst, wenn der aufgelegte Körper ein gewisses Gewicht besitzt, das bei weniger empfindlichen Ranken weit ansehnlicher als bei sehr reizbaren gewählt werden muss, die allerdings schon auf sehr geringen Druck reagiren. Ein gesteigerter Druck seitens eines festen Körpers bringt aber auch im Blatte von Dionaea und im Gelenke von Mimosa eine Reizung zu Stande. Bedarf es zu dem Ende bei Mimosa eines relativ ansehnlichen Druckes, so bestehen doch auch in dieser Hinsicht nur graduelle, durch Zwischenglieder verknüpfte Unterschiede gegenüber den Ranken. Der in der spezifischen Reactionsfähigkeit begründete Unterschied läuft also darauf hinaus, dass zwar die Ranken u. s. w. an sich auf viel geringere mechanische Wirkungen reagiren als Mimosa, in dieser aber die Störung des inneren Gleichgewichts, sobald die für Reizung nöthige Schwelle überschritten ist, explosionsartig eintritt, während in den Ranken die zur Bewegung führenden inneren Vorgänge nur allmählich fortschreiten. Letzteres trifft übrigens auch schon zu für die langsamer sich einkrümmenden Bewegungsgelenke von Oxalis.

Mit der erwähnten Reactionsfähigkeit hängt es zusammen, dass mit zunehmendem Druck (Gewicht des auslösenden Körpers) die Reizbewegung an Ranken, an Drüsenhaaren des Blattes von Drosera u. s. w. gesteigert wird und sich auf weitere Strecken fortpflanzt, wie das insbesondere bei Drosera klar hervortritt. Doch ist auch die Bewegungsamplitude der Blättchen von Oxalis von der Intensität des Stosses abhängig, und das Gleiche beobachtet man an Mimosa pudica, die durch äussere Verhältnisse in einen nur wenig reizempfänglichen Zustand versetzt ist. Eine einfache Beziehung zwischen auslösender Wirkung und Schnelligkeit, resp. der Amplitude der Bewegung muss deshalb aber doch nicht bestehen, und wenn auch spezielle Untersuchungen fehlen, so ist doch nicht gerade unwahrscheinlich, dass allgemein der Auslösungsvorgang sich weiter beschleunigt oder vermehrt wird, wenn Druck oder Stoss über ein gewisses Maass hinaus gesteigert werden.

Wir finden also hinsichtlich der Auslösung graduelle Abstufungen, wenn wir den Erfolg eines constanten Druckes oder eines Stosses (einer Erschütterung)

---

1) Das Blatt von Dionaea kann übrigens nach Burdon-Sanderson (Proceedings of the Royal Society of London 1877, Bd. 25, p. 411) durch aufeinander folgende sanfte Stösse, von denen ein einzelner keinen merklichen Erfolg erzielt, gereizt werden. Unser Autor reizte hierbei durch Berührung mit einem Pinsel aus Kameelhaar und fand, dass bei dem eingehaltenen Verfahren die ersten 6 Berührungen gewöhnlich wirkungslos waren. Vgl. auch Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 261.

auf verschiedene Pflanzen vergleichen. Bei gleicher mechanischer Intensität muss aber deshalb nicht durch einen constanten Druck derselbe Bewegungseffect wie durch einen Stoss hervorgerufen werden, ja es ist wohl gewiss, dass vermöge der spezifischen Receptivität die eine Pflanze in höherem Grade durch eine Erschütterung, die andere in höherem Grade durch einen Druck, bei gleichem Arbeitsmaass beider, afficirt wird. Bestimmte Untersuchungen in dieser Richtung fehlen und eine bestimmte Schlussfolgerung erlaubt u. a. nicht die Erfahrung, dass ein lebendes und sich bewegendes Insect auf den Blättern von Drosera[1]) in höherem Grade als ein todtes Insect reizend wirkt. Ebenso sind die bisherigen Ermittelungen über die Erzeugung von Bewegungen in Ranken durch Reibung, resp. durch Druck nicht zu Schlüssen in der hier angeregten Frage verwendbar.

In den besser bekannten Fällen, in denen leichterer Druck Reizbewegung auslöst, wird diese von Wachsthum begleitet. Dagegen werden die Reizbewegungen von Mimosa, der Cynareen u. a. durch Variation ausgeführt, indess kann auch in solchen Bewegungen wohl Wachsthum betheiligt sein. Wenigstens mag solches in den noch wachsenden und schon reizempfänglichen Gelenken zutreffen und auch im Blatte von Dionaea scheint ein gewisses Wachsen mitwirken zu können. Uebrigens ist in dieser Hinsicht eine Grenze zwischen Contactreiz und Stossreiz nicht zu finden, da, wie schon mitgetheilt wurde (II, § 49), die erste Krümmung der Ranken nur durch Turgordehnung zu Wege kommt, die Wachsthum im Gefolge hat. Immerhin ist einleuchtend, dass eine einfache Ausgleichung elastischer Spannungen im Allgemeinen besser geeignet sein wird, sehr schnelle ansehnlichere Dimensionsänderungen zu erzielen, als ein Wachsthum, das zugleich Einlagerung neuer Zellhautmoleküle erfordert.

Auf Grund unserer heutigen Erfahrungen lässt sich nicht beurtheilen, ob der durch Stoss oder Contact erzielte innere Vorgang in allen Fällen identisch ist, und eine Nothwendigkeit für solche Uebereinstimmung liegt von vornherein nicht vor. In den Staubfäden der Cynareen, in den Gelenken von Mimosa, und wie es scheint, in anderen analogen Fällen wird durch eine mechanische Reizung eine Senkung der innerhalb der Zellen wirksamen Expansionskraft erzielt. Aus der elastischen Spannung der Wandungen activer Zellen und dem Antagonismus reizbarer und unempfindlicher Gewebe entspringt dann die Bewegung, welche in den Staubfäden der Cynareen eine Verkürzung, in den Gelenken von Mimosa pudica und anderen Pflanzen eine Krümmung wird. In den Ranken ist freilich eine entsprechende Relation des Turgors die Ursache der Bewegung, doch bleibt es, wie früher bemerkt, noch fraglich, ob allein in der reizempfänglichen Seite, wie bei Mimosa, die Expansionskraft abnimmt oder ob eine Steigerung dieser auf der convex werdenden Flanke mitwirkende oder alleinige Ursache ist. Diese Fragen sind für andere Fälle von Contactreiz gleichfalls nicht entschieden und eine endgültige Entscheidung ist auch nicht daraus allein zu entnehmen, dass, wie es scheint, in Ranken (II, § 49) und in den Drüsenhaaren von Drosera (II, § 53) das mittlere Wachsthum in Folge eines Reizes beschleunigt wird.

In ihrem Verlaufe sind theilweise verschieden von den durch Stoss oder

1) Darwin, l. c., p. 8.

Contact erzielten Reizen die chemischen Reize, die zwar gleichfalls durch ein materielles Agens ausgelöst werden, das aber nicht vermöge seiner Masse, sondern vermöge seiner chemischen Eigenschaften wirksam ist. Näher werden diese Bewegungen im § 54 besprochen, und so sei hier nur vorläufig bemerkt, dass sie insbesondere bei den fleischverdauenden Pflanzen auffallend sind und, weil sie hier mit der Absorption von Stoffen zusammenhängen, mit Munk[1]) Resorptionsbewegungen genannt werden können.

Zur Auslösung bedarf es entweder einer mechanischen oder chemischen Wirkung auf die Bewegungszone selbst oder auf mit dieser nicht zusammenfallende Stellen. Letzteres ist der Fall bei Drosera, bei der nur die Köpfchen der Blattdrüsenhaare receptiv sind, während die Einkrümmung in dem Stiel der Drüsenhaare, insbesondere in der untern Partie dieses zu Stande kommt. Die von einem Köpfchen ausgehende Wirkung kann sich aber auch auf andere Drüsenhaare fortsetzen, und in diesen sogar dann noch Reizbewegung veranlassen, wenn ihnen das allein gegen mechanische und chemische Reize receptive Drüsenköpfchen genommen ist. Eine weitere Uebertragung findet an den an ihrer Spitze mit einem festen Körper in Contact gebrachten Wurzeln statt, die sich in Folge dieses Reizes innerhalb der wachsenden Region und zwar von dem berührenden Körper hinwegkrümmen. Uebrigens ist auch die wachsende Zone selbst gegen Contact empfindlich, doch wird dann eine nach dem berührenden Körper hin concave Krümmung erzeugt.

Bei Dionaea sind drei auf jeder Blatthälfte befindliche Haare die zwar nicht allein, doch hervorragend sensitiven Organe. Bei Mimosa pudica wird die Bewegung der Gelenke nicht nur durch einen Contact dieser, sondern auch durch ein Einschneiden in den Stamm ausgelöst. Die Ursache ist hier in einer Wasserbewegung begründet, während bei Drosera und bei Wurzeln die Art und Weise der Uebermittlung des Reizes noch unbekannt ist. Auf die Contactstelle allein bleibt der Reiz im Allgemeinen nicht beschränkt, denn eine gewisse Fortpflanzung dieses ist ja nöthig, damit das ganze Gelenk einer Mimosa pudica, die ganze bewegungsfähige Partie des Blattes von Dionaea in Action gesetzt wird, wenn allein ein Punct dieser Organe durch Stoss gereizt ist, und auch bei Ranken krümmt sich nicht allein die direct berührte Partie.

Ist Bewegung vermöge der Organisation nicht auf eine bestimmte Richtung beschränkt, so wirkt der Angriffspunct des Reizes mehr oder weniger räumlich orientirend auf die Beugung der bezüglichen Organe. In den bisher bekannten Fällen wenigstens ist dann die Beugung concav gegen die Berührungsstelle hin gerichtet, wenn diese selbst sensitiv ist. Es gilt dieses auch für die Wurzeln, welche sich, wie erwähnt, an der Spitze berührt, von den Contactstellen hinwegwenden. Die Drüsenhaare des Blattes von Drosera krümmen sich gegen die Blattmitte hin, wenn das eigene Köpfchen gereizt wird, geht aber der Impuls von einem anderen Haare aus, so wenden sich die so gereizten Haare vgl. Fig. 32, p. 235 in Bd. I nach diesem hin. In gleichem Sinne beugen sich auch die auf der Blattmitte stehenden Haare, welche bei einer Reizung der eigenen Drüsenköpfchen gerade bleiben. Die in den Drüsenhaaren von Drosera offenbar bestehende Tendenz, sich einwärts zu krümmen, wird also durch eine

1) Die elektrischen und Bewegungs-Erscheinungen an Dionaea 1876, p. 98.

orientirend wirkenden Reiz überwogen, und in gewissen sensitiven Staubgefässen scheint gleichfalls eine mit dem Medianschnitt zusammenfallende Krümmung zwar bevorzugt, eine gewisse seitliche Beugung aber, bei entsprechender Application von Stössen, möglich zu sein. Auch in den anisotropen Ranken kommt eine gewisse seitliche Bewegung zu Stande, wenn nicht die am meisten reizbare Vorderseite, sondern eine mehr seitlich gelegene Flanke berührt wird.

Sofern die Reizkrümmungen nicht durch Erlöschen des Wachsthums in den bezüglichen Organen fixirt sind, werden sie mit Aufhören des Reizes wieder ausgeglichen. Ein spezifischer Unterschied besteht aber darin, dass bei manchen Objecten die Bewegungen, trotz Fortdauer des Reizes, rückgängig werden, während unter diesen Umständen andere Pflanzentheile in der gereizten Lage verharren. Letzteres ist bei den Ranken der Fall, die dauernd der Stütze angedrückt bleiben, während die Blätter von Mimosa pudica bei fortgesetzten Stössen immer wieder in die ausgebreitete Stellung zurückkehren. Das thun auch die Drüsenhaare von Drosera und die sich einrollenden Blätter von Pinguicula, wenn der durch Contact wirkende Körper an ihnen haften bleibt. Bei Pinguicula kommt ferner ein Rückgang nach einer Resorptionsbewegung ziemlich schnell zu Stande, und auch bei Drosera vermögen verdauliche Substanzen bei anhaltender Wirkung zwar weit länger als ein Contact, jedoch augenscheinlich nicht über eine gewisse Zeit hinaus, die Einkrümmung zu erhalten. Diesen Extremen schliessen sich, soweit aus den bis dahin bekannten Thatsachen zu entnehmen ist, andere reizbare Organe an. Eine gewisse Tendenz zu einer rückgängigen Bewegung spricht sich übrigens selbst in den Ranken darin aus, dass die durch eine angehängte Schleife erzielte Reizkrümmung, trotz der Fortdauer der äussern Wirkung, allmählich theilweise oder ganz ausgeglichen wird [1]).

Diesem verschiedenen Verhalten entsprechend ist Mimosa pudica gegen einen erneuten Stoss erst wieder empfindlich, nachdem die zuvor inducirte Reizkrümmung theilweise ausgeglichen ist. Früher als bei Mimosa kehrt die Reizbarkeit während der rückgängigen Bewegung in den Staubfäden der Cynareen [2]) zurück, und eine Ranke ist während der Ausgleichung einer Krümmung jeden Augenblick durch einen erneuten Contact reizbar [3]). Einen nachtheiligen Einfluss scheint eine wiederholte Reizung im Allgemeinen nicht auf die Organe auszuüben, nur für Dionaea muscipula [4]) ist bekannt, dass das Blatt zuweilen schon nach einer einmaligen, regelmässig aber nach einer zweiten oder dritten Resorptionsbewegung abstirbt, dagegen wird Ausbildung und Dauerhaftigkeit der Ranken durch Reizung begünstigt (vgl. II, § 50).

Die Schnelligkeit einer Reizbewegung ist abhängig insbesondere von den spezifischen, mit der Entwicklung veränderlichen Eigenschaften der Objecte, von den äusseren Bedingungen, endlich von der Intensität des Reizes, sofern nicht, wie bei Mimosa pudica, bei jeder wirksamen Berührung die volle Be-

1) Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 118.

2) Cohn, Abhandlg. d. schles. Gesellschaft f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 16.

3) Die Ranken von Echinocystis lobata sind während der Circumnutation in gewissen Stellungen unempfindlich. Vgl. II, p. 216.

4) Munk, Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 99. Vgl. Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 281.

wegungsamplitude veranlasst wird. Entsprechend einer differenten auslösenden Action unterscheiden sich auch die durch mechanische Wirkung oder durch chemischen Reiz ausgelösten Bewegungen. Während das Blatt von Dionaea muscipula in Folge eines Berührungsreizes plötzlich zusammenschlägt, schliesst es sich nur allmählich bei einer Resorptionsbewegung. Eine auffallende Zeitdifferenz bietet nicht die durch chemischen oder mechanischen Reiz erzielte Reizbewegung der Blätter von Drosera oder Pinguicula, dagegen bleiben auch diese nach einer Resorptionsbewegung länger geschlossen. Nach einer solchen öffnen sich, sofern der Reiz fortdauert, die Blätter von Drosera und Dionaea erst nach einer Reihe von Tagen, während bei fortdauerndem Contact eines nur durch mechanische Berührung wirkenden Körpers die Drüsenhaare des Droserablattes nach einem Tage oder schon in kürzerer Zeit wieder ausgebreitet sind. Die Einbeugung an den Blättern von Pinguicula erhält sich nach chemischer Reizung weniger lang als bei Drosera, jedoch immerhin ein wenig länger als nach einer mechanischen Reizung.

Verläuft die Reizbewegung sehr schnell, wie in Staubfäden der Cynareen, in dem Blatte von Mimosa und Dionaea, so erfolgt der Rückgang weit langsamer. Ob ein solches Verhältniss allgemein besteht, muss indess fraglich scheinen, jedenfalls ist der zeitliche Unterschied zwischen der Reizbewegung und der rückgängigen Bewegung geringer, wo jene langsamer sich vollzieht, und unmöglich ist es ja nicht, dass fernere Erfahrungen auch Fälle kennen lehren, in denen die rückgängige Bewegung relativ beschleunigt ist.

Eine merkliche Bewegung beginnt entweder unmittelbar nach einem Reize oder erst nach einem gewissen Zeitintervall. Ersteres ist am Blatte von Mimosa pudica und Dionaea, sowie an Staubfäden der Cynareen zu beobachten, doch ist auch an Mimosa u. s. w. ein kleines Zeitintervall zwischen Berührung und Senkung bemerklich, wenn die Versuche mit den in einen nur wenig reizbaren Zustand versetzten Objecten angestellt werden. Schon einige Secunden oder Minuten verstreichen, ehe an den Drüsenhaaren von Drosera oder an Ranken eine Bewegung bemerklich wird, und diese Zwischenzeit kann bei Wahl wenig empfindlicher Ranken weit ausgedehnter werden. Die rückgängige Bewegung beginnt dann bei Mimosa, Cynareen u. s. w. sogleich nach vollendeter Senkung oder wird erst bemerklich, nachdem das Organ einige Zeit in ungefähr derselben Lage verharrte. Uebrigens sehen wir hier von den Fällen ab, in denen eine solche fixe Stellung durch Anpressung erreicht wird, wie z. B. bei den sich mit ihrer Oberseite aneinanderlegenden Blättchen der Sinnpflanze.

Wie in anderen Bewegungsvorgängen, werden wohl allgemein die hier behandelten Reizbewegungen vom Beginn ab bis zu einem Maximum beschleunigt, fernerhin aber verlangsamt. Ein derartiger Verlauf ist bei Erhebung der Blattstiele von Mimosa schon ohne Messungen und auch bei der durch Berührung erzielten Senkung wahrzunehmen, wenn wenig sensitive und nur langsam sich bewegende Objecte zur Beobachtung gewählt werden. Näher hat u. a. Bert [illegible] Registrirung auf einer [illegible] Trommel diesen Bewegungsgang

[illegible] — Einen analogen Verlauf an den Staubfäden der Cynareen [illegible] Gesellschaft f. vaterl. Cultur [illegible] Burdon-Sanderson [illegible] für das Blatt von Dionaea.

der Hauptblattstiele von Mimosa pudica verfolgt. In einem Falle senkte sich z. B. die Spitze des Blattstiels nach einer Reizung in 7 Minuten um 22mm, stieg dann nach begonnener Erhebung in der 1. Minute ungefähr 4 mm, in der 2. Minute 4,5 mm, in der 3., 4. und 5. Minute je 3 mm, in der 6. Minute 2 mm, in der 8. Minute 1 mm, in der 9. Minute 0,5 mm.

Stoss, Druck und Erschütterung bringen bei genügender Intensität wohl allgemein in lebensthätigen Zellen irgend einen Effect hervor, der, wenn er ansehnlich genug ist, durch äusserlich wahrnehmbare Bewegung in den Pflanzentheilen merklich wird, sofern Ausgleichungen von Spannungen oder Modificationen des Wachsthums in genügendem Grade in Action treten. Nach den bisherigen Erfahrungen dürfen wir unbedenklich mit Mohl[1]) eine gewisse Reizbarkeit durch mechanische Eingriffe als eine allen lebensthätigen Zellen zukommende Eigenschaft ansehen, die indess in einzelnen Pflanzen, resp. in einzelnen Organen, besonders ausgebildet wurde. Nehmen wir hier nur auf die auffallenderen Bewegungsvorgänge Rücksicht, so bietet sich doch in Folgendem Veranlassung, auf graduelle Abstufungen der in den Bewegungen zur Wahrnehmung kommenden Reizerfolge hier und da hinzuweisen; auch fanden schon in § 34 (Bd. II) einige mechanische Reizerfolge Besprechung. Ferner sind in § 5 (Bd. II) die durch Erschütterung oder durch einseitig gerichtete Stösse an wachsenden Pflanzentheilen bemerklich werdenden Beugungen behandelt, die freilich nicht alle durch eine Reizbarkeit der lebendigen Zellen erzielt werden, sondern namentlich Folge von Erschlaffungen sind, welche insbesondere durch gewisse Ausgleichung von bestehenden Spannungen und den hiermit verknüpften Vorgängen erzeugt werden.

Begreiflicherweise zogen die auffallenden Bewegungen der Mimosablätter, der Staubfäden von Cynareen u. s. w. die Aufmerksamkeit frühzeitig auf sich, doch wurden die durch mechanische Wirkungen ausgelösten Bewegungen vielfach mit den durch andere Anstösse veranlassten Bewegungen zusammengeworfen, auch mit solchen, die, wie die in § 60 (Bd. II) zu besprechenden, nicht von einer Reizbarkeit lebendiger Zellen abhängen. Die einfache Constatirung von Reizbewegungen historisch zu behandeln, ist hier nicht geboten[2]), soweit dieselben aber zum Gegenstand weiter eingehenden Studiums gemacht wurden, sind die bezüglichen geschichtlichen Mittheilungen in den folgenden Paragraphen zu finden.

Der durch die Ausbildung solcher Reizbewegungen erzielte Nutzen tritt vielfach evident hervor. So umfasst die Ranke vermittelst ihrer Reizbewegung die Stütze, den Wurzeln sind im Boden, wie in § 72 (Bd. II) mitgetheilt wird, ihre reizbaren Eigenschaften von Nutzen, ebenso den fleischfressenden Pflanzen beim Fangen oder Verdauen der Insecten (I, § 47). Die Reizbewegungen verschiedener Staubgefässe und Narben haben wohl sämmtlich Beziehungen zu den Bestäubungsvorgängen, und vielleicht dient der Mimosa pudica die in ihrem Zweck für die Pflanze noch nicht näher erkannte Reizbarkeit als Schutz gegen der Pflanze nachtheilige Thiere, die, von der ausgelösten Reizbewegung erschreckt, schleunigst davoneilen, wie es mit Fliegen leicht zu beobachten ist. Auch in dieser teleologischen Hinsicht muss eine weitere Ausmalung hier unterbleiben.

Wie Stoss, Druck oder Erschütterungen, rufen auch gelegentlich andere äussere Eingriffe dieselbe Reizbewegung hervor, indem, wie jene mechanische Wirkung, eine im Innern der Pflanze erzielte Störung die Reizbewegung auslöst, und zuweilen tritt auch eine solche an Mimosa pudica ohne eine nachweisbare äussere Veranlassung ein. So kann man an sensitiven Pflanzen von Mimosa pudica bei erheblicher und plötzlicher Temperaturschwankung nicht selten eine Reizbewegung beobachten, ebenso wenn durch Entfernung einer überdeckenden Glocke die Transpiration plötzlich gesteigert wird, während beim allmählichen Uebergang keine Reizung erfolgt. Letzteres hat auch Munk[3]) am Blatte von Dionaea muscipula beobachtet, und überhaupt scheinen plötzliche Wechsel in den äusseren Bedingungen häufiger an sehr empfindlichen Pflanzen Reizung zu erzielen, doch wird solches besonders an den Pflanzen beobachtet, in welchen durch einen einzelnen Stoss eine grosse Bewegungsamplitude ausgelöst wird.

1) Vegetabilische Zelle 1851, p. 149.
2) Vgl. Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 579.
3) Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte von Dionaea 1876, p. 105.

Eine besondere Beachtung verdient, dass der Contact mit Wasser allgemein nicht als Reiz auf Ranken, Drüsenhaare von Drosera und überhaupt die Organe wirkt, welche bei dauernder Berührung mit einem festen Körper gereizt werden, ein Verhalten, das übrigens auch hinsichtlich der durch Contact zum Auswachsen zu bringenden Wurzelhaare an den Brutknospen von Marchantia gilt (vgl. II, p. 152). Auch die durch leichtere Bewegung des Wassers erzielten Stösse und selbst ein kräftiges Spritzen von Wassertropfen gegen Ranken, sowie das Aufschlagen von Regentropfen auf die Blätter von Drosera führen keine Reizbewegung herbei[1]. Der Stoss eines gegen das Gelenk von Mimosa pudica gerichteten Wasserstrahls wirkt übrigens reizend, und ebenso genügt zu solchem Erfolge nach Munk[2] ein auf die empfindlichen Haare von Dionaea muscipula fallender Wassertropfen. Für die obigen Pflanzen ist dieser Indifferentismus gegen Wasser von praktischer Bedeutung, da deshalb Regen auf Ranken, Drüsenhaare von Drosera u. s. w. nicht als Reiz wirkt, ebenso nicht das auf den sensitiven Drüsenköpfchen von Drosera ausgeschiedene Wasser. Um dieses Verhalten causal zu verstehen, bedarf es noch eines eingehenden Studiums der genannten Erscheinungen. Wenn übrigens Eintauchen in Wasser gelegentlich an Drüsenhaaren von Drosera und anderen Objecten eine gewisse Reizbewegung hervorruft[3], so wird die Ursache hierfür wohl in der mit Steigerung der osmotischen Druckkräfte verbundenen Wirkungen zu suchen sein. Ebenso muss noch näher geprüft werden, [illegible] wie weit Windstösse auf Ranken, Blätter von Drosera und Dionaea[4] als Reiz wirken.

Stossreize.

§ 32. In den durch Stoss ausgelösten Reizbewegungen verkürzen sich die Staubfäden der Cynareen, während die reizbaren Organe anderer Pflanzen durch Einkrümmung Bewegungen ausführen. Diese werden bei Mimosa pudica und anderen sensitiven Papilionaceen, bei Oxalideen, überhaupt bei Pflanzen, an denen gelenkartige Anschwellungen vorhanden sind, in diesen Gelenken vermittelt. Mit der Mehrzahl von Gelenken erstreckt sich die Bewegung der Regel nach auf [illegible] der fraglichen Organe, und wie bei Cynareen [illegible] grösseren Theil des Staubfadens [illegible]

[illegible]

suchungen, da nicht nothwendigerweise dieselbe Zellmechanik in allen diesen Bewegungsvorgängen thätig sein muss.

Die Reizbewegungen in Staubfäden der Cynareen, ebenso in Gelenken von Mimosa, Oxalis und anderen Gelenken, ferner die in den Filamenten von Berberis sind Variationsbewegungen, indess ist es wohl möglich (was bisher nicht untersucht ist), dass in den jugendlichen, noch wachsenden Organen die Reizbewegungen von einem gewissen Wachsthum begleitet werden. So scheint es in den Blättern von Dionaea zu sein, und vielleicht trifft Gleiches für die reizbaren Narben und Staubgefässe zu, ohne dass dieserhalb hinsichtlich der eigentlichen inneren Ursachen der Bewegungen ein Unterschied gegenüber den ohne Zuwachs sich bewegenden Organen bestehen muss.

In den Gelenken von Mimosa pudica und ebenso in den Staubfäden der Cynareen ist eine durch den Stoss veranlasste plötzliche Senkung des Turgors die Ursache der Reizbewegung, in der die receptiven Zellen unter Wasserausstossung sich schnell verkleinern, bis das Gleichgewicht zwischen der vom Zellinhalt ausgeübten und der auf diesem lastenden Druckkraft hergestellt ist. Die Contractionskraft entstammt also Spannungen, welche in den nach der Reizung in die frühere Lage zurückkehrenden Organen von neuem und zwar durch den wieder steigenden Turgor hergestellt werden. Veränderlich ist demnach allein die Turgorkraft, denn in den gedehnten elastischen Wandungen und in den inactiven Geweben werden, während deren elastische Eigenschaften unverändert bleiben, in einer Reizbewegung immer nur Spannungen ausgeglichen, die durch den allmählich auf frühere Höhe zurückgehenden Turgor regenerirt werden. Die Zellwandungen und die inactiven Gewebe verhalten sich also in diesen Reizbewegungen wie ein Kautschukschlauch, der sich contrahirt, sobald die dehnende Kraft nachlässt und, falls er mit Wasser gefüllt ist, dieses aus Oeffnungen hervorpresst. Wäre der Schlauch, wie die Zellhaut, für Wasser durchlässig, so würde dieses natürlich überall durch die Wandung filtriren, und ein Schlauch aus solchem für Wasser permeablen Materiale versinnlicht vollkommen die Rolle, welche die Zellwandung der activen Zellen in diesen durch Stoss veranlassten Bewegungsvorgängen spielt.

Um den Bewegungsmechanismus der einzelnen reizbaren Zelle noch weiter zu verdeutlichen, muss man die dehnende Kraft in das Innere eines solchen Schlauches legen, und zu dem Ende denke man sich den übrigens allseitig geschlossenen Schlauch mittelst eines engen Rohres mit einer Pumpe in Verbindung gesetzt, die in der Zeiteinheit ein begrenztes Wasservolumen in unseren Schlauch schafft. Mit steigendem Wasserdruck nimmt dann die Filtration nach aussen zu, bis endlich durch diese ebensoviel Wasser aus dem Schlauche geschafft wird, als die Pumpe in denselben fördert. Dann hört die Dehnung des Schlauches auf, der sofort eine Contraction beginnt, sobald die Pumpe langsamer arbeitet, bis endlich wieder ein Gleichgewichtszustand zwischen Zufuhr und Abfuhr von Wasser hergestellt ist; mit einer erneuten gesteigerten Arbeitsleistung der Pumpe tritt wieder eine Vergrösserung des elastisch-dehnbaren Schlauches ein. In diesem geht unter solchen Umständen der Turgor nur herab, ohne gänzlich aufgehoben zu werden, und ebenso wird durch einen Stoss in den reizbaren Zellen nur eine starke Depression der Turgorkraft veranlasst, die indess in den contrahirten Zellen immer noch einen ansehnlichen Werth behält.

Es sind also schon in jeder einzelnen sensitiven Zelle die mechanischen Bedingungen für eine Contraction gegeben, deren Ausgiebigkeit natürlich nicht allein von der Senkung des Turgors, sondern auch von der Dehnbarkeit der Haut abhängig ist, da mit Verringerung dieser, also bei hohem Elasticitätsmodulus, eine merkliche Verkleinerung der Zelle, trotz ansehnlicher Turgorsenkung, nicht zu Wege kommen kann. In Gewebecomplexen greifen natürlich die aus dem Verband reizbarer und nicht reizbarer Elementarorgane entspringenden Spannungen hemmend oder fördernd ein und aus solchem Antagonismus gehen die habituell verschiedenen Bewegungsvorgänge hervor, welche die Staubfäden der Cynareen und die Blätter von Mimosa pudica bieten. Von Bedeutung ist auch vielfach die mit der Reizung abnehmende Straffheit der Zellen. Denn da diese nunmehr durch Druck oder Zug leichter eine Formänderung erfahren, so kann auch dann noch eine ansehnliche Reizbewegung zu Stande kommen, wenn die isolirt gedachten reizbaren Zellen, der geringen Dehnbarkeit der Wandungen halber, bei Senkung des Turgors sich kaum verkleinern, indem z. B. durch ein antagonistisches Gewebe erschlaffende kugelige Zellen zu ellipsoidischer Form zusammengedrückt werden. Solche Compressionen spielen in der That bei der Reizbewegung in den Gelenken von Mimosa pudica und in anderen Fällen eine mehr oder weniger hervorragende Rolle.



Fig. 28. Durch Entfernen der Corolle von Centaurea jacea sind die Staubfäden frei gelegt, die in *A* im reizempfänglichen, in *B* im contrahirten Zustand vergrössert dargestellt sind. *c* Corollenröhre; *s* Staubfäden; *a* Antherenröhre; *g* Griffel (vergrössert).

Zu besserer Einsichtnahme müssen nun die Gelenke von Mimosa pudica und die Staubfäden der Cynareen gesondert betrachtet werden, und zwar halten wir uns zunächst an die letzteren, die in mehrfacher Hinsicht einen durchsichtigeren Zellmechanismus bieten.

Bei einer Reizung gleichen die nach aussen gewölbten 5 Filamente diese Krümmung aus, legen sich also dem Griffel an und ziehen die diesen umfassende Antherenröhre herab (Fig. 28 *A* und *B*). Die Contraction ist dabei in dem ganzen Staubfaden gleich stark, nur in der obersten und untersten Partie etwas schwächer, und erreicht in reizbaren Filamenten sehr ansehnliche Werthe, da die Verkürzung bei Centaurea jacea sehr gewöhnlich 10—25 %, zuweilen selbst 30 %, bei Cynara scolymus zwischen 8—20 % beträgt, wodurch natürlich in den zwischen 4—6 mm langen Staubfäden eine nur mässige absolute Längenabnahme erzielt wird. Ebenso verhalten sich auch die abgeschnittenen einzelnen Filamente, an denen während der Reizcontraction gewisse seitliche Beugungen und schlängelnde Bewegungen bemerklich werden [1].

Vermöge des Aufbaues der Staubfäden verkürzen sich in gleichem Maasse wie diese die einzelnen Zellen. Um ein centrales Gefässbündel sind nämlich gestreckte cylindrische Zellen gruppirt, die, auf dem Querschnitt betrachtet, Intercellularräume zwischen sich lassen, dabei aber in Längsketten aneinander

1) Weiteres in meinen Physiolog. Unters. 1873, p. 80, auf welche auch die folgende Darstellung basirt ist.

gereiht sind, welche in der Contraction keine seitlichen Ausbiegungen erfahren. Die ansehnlichen Contractionen aber werden ermöglicht durch die schon früher erwähnte (II, § 3) elastische Dehnbarkeit der Zellwandungen in den Staubfäden, welche, nach Aufhebung des Turgors, ohne Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze bis zu 100 % verlängert werden können. Voraussichtlich sind die zwischen Gefässbündel und Epidermis liegenden Zellen die wesentlich sensitiven Elemente, doch ist nicht unmöglich, dass auch die Zellen der Epidermis und des Gefässbündels etwas reizbar sind. Wie dem auch sei, jedenfalls sind in jeder einzelnen Zelle des fraglichen Parenchyms mit Senkung des Turgors die Bedingungen für eine Contraction gegeben, die im Staubfaden noch dadurch verstärkt wird, dass Gefässbündel und Epidermis vor und nach der Contraction negativ gespannt sind und hierdurch, freilich auch bei der Wiederausdehnung des Filaments, der angestrebten Verlängerung des activen Parenchyms eine Grenze setzen. Bei einer Reizbewegung wird übrigens nie der ganze elastische Spielraum ausgenützt, denn nach der Contraction verkürzen sich die Filamente mit Aufhebung des Turgors noch um 10 bis 40 %, und wenn die expandirten Staubfäden durch Chloroform ihrer Reizbarkeit beraubt werden, ist eine weitere ansehnliche Verlängerung durch Zug möglich. Dabei habe ich einen im Maximum der Turgescenz und Reizbarkeit befindlichen Staubfaden im Auge und erwähne nur beiläufig, dass mit dem Alter die Filamente sich des sinkenden Turgors halber allmählich verkürzen, zugleich aber auch deren Reizbarkeit abnimmt[1]).

Während der Contraction verringert sich das Volumen des Staubfadens ansehnlich, da nach meinen Messungen an Cynara scolymus und Centaurea jacea Breite und Dicke der Filamente in jedenfalls nur sehr geringem Grade zunehmen[2]). Auch erlaubten directe Messungen an den durchsichtigeren Staubfäden von Centaurea jacea zu constatiren, dass während der ansehnlichen Verkürzung der activen Parenchymzellen der Querdurchmesser dieser nicht zunimmt, folglich aus denselben bei einer Contraction Wasser nothwendig austreten muss[3]). Dieses ergiesst sich in die Intercellularräume, in denen indess durch solche Verdrängung und durch die mit der Contraction der Filamente verbundene Volumabnahme eine nennenswerthe Compression der Luft nicht zu Stande kommt, weil das Intercellularsystem der Staubfäden mit dem der Corolle und der übrigen Pflanze communicirt. Indem das austretende Wasser in den Intercellularen capillar festgehalten und während der Wiederverlängerung der Staubfäden in die Zellen wieder aufgenommen wird, tritt der Regel nach an der Schnittfläche abgelöster Filamente keine Flüssigkeit hervor. Wird aber der Staubfaden mit Wasser injicirt, so bedeckt sich die Schnittfläche während der Reizcontraction, trotzdem diese nunmehr erheblich verringert ist, mit einem Wassertropfen, der, wie zuweilen deutlich wahrzunehmen ist, insbesondere aus dem activen Parenchym, also offenbar aus den Intercellularräumen in diesem, hervorquillt (l. c. p. 98).

---

1) Ueber die Wellungen der Zellwandungen und die Beugungen des Gefässbündels, die zuletzt in den Filamenten zu Stande kommen können, vgl. Pfeffer, l. c., p. 114.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 89. Die Messungsmethode, sowie die Resultate anderer Forscher und die Kritik dieser Messungen sind hier nachzusehen.

3) Pfeffer, l. c., p. 96.

In Mimosa pudica[1]) begegnen wir einer Pflanze, deren Reizbewegungen in Gelenken ausgeführt werden (Fig. 29). Durch diese Bewegungen legen sich die Blättchen aneinander, nähern sich die secundären Blattstiele und senkt sich der primäre Blattstiel, dessen Gelenk wir allein im Folgenden im Auge haben. Im anatomischen Bau bietet dieses Gelenk gegenüber anderen Bewegungsgelenken nichts Absonderliches (vgl. Fig. 29 p. 29, Fig. 19 p. 181), und wie in anderen Gelenkbewegungen bleibt bei der Einkrümmung die Länge einer Seitenflanke, d. h. der neutralen Fläche, unverändert, während die Oberseite des Gelenkes verlängert, die Unterseite verkürzt wird. Diese allein ist und zwar schon durch leichte Berührung reizbar, während Berührungen der Oberseite nur dann wirksam sind, wenn sie durch Erschütterung die Reizbewegung in der unteren Gelenkhälfte auslösen.

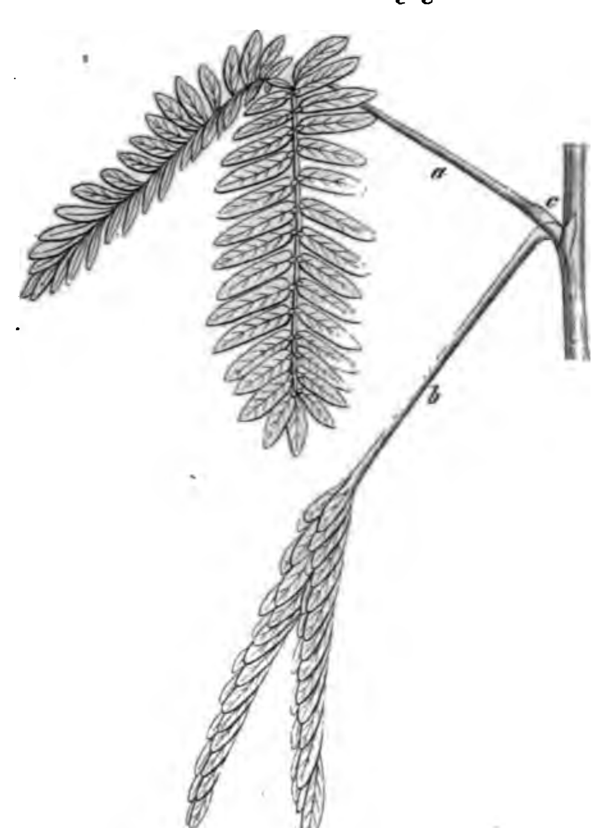


Fig. 29. Das Blatt ist bei *a* im ungereizten, bei *b* im gereizten Zustand in natürl. Grösse dargestellt. *c* Bewegungsgelenk des primären Blattstiels.

Die nicht reizbare Gelenkhälfte greift also nur durch ihre positive Spannung, durch diese aber auch wesentlich in die Reizbewegung bei Mimosa pudica ein, die gleicherweise durch das Gewicht des Blattes und bis zu einem gewissen Grade auch durch die negative Spannung der Epidermis der unteren Gelenkhälfte verstärkt wird. Die activen Zellen dieser Gelenkhälfte verkleinern sich nämlich, der geringern Dehnbarkeit ihrer Wandungen halber, in geringem Grade; indem aber die gereizten Zellen erschlaffen, wird die untere Gelenkhälfte noch weiter durch die aus der positiven Spannung der oberen Gelenkhälfte und dem Gewicht des Blattes entspringende Pressung comprimirt. Dabei kann die entweder gar nicht oder jedenfalls nur wenig reizbare und negativ gespannte Epidermis der unteren Gelenkhälfte zunächst mitwirken, wird indess bei weitgehender Contraction die Incurvation des Gelenkes sogar abschwächen, wenn sie, wie die

1) Ausführlich sind fremde und eigene Beobachtungen in meinen Physiolog. Unters. 1873, p. 3 ff. mitgetheilt.

häufiger vorkommt, dann positiv gespannt wird. Eine gewisse Contraction kommt übrigens in dem reizbaren Parenchym auch ohne die angeführten Compressionen zu Stande. Nach vorsichtiger Entfernung der oberen Gelenkhälfte bleibt die untere Gelenkhälfte noch reizbar, und wenn der Blattstiel kurz weggeschnitten wird, so ist die Amplitude der Bewegung zwar erheblich verringert, jedoch nicht ganz aufgehoben, und selbst dann kommt eine freilich sehr geringe Bewegung zu Stande, wenn die Epidermis sehr vorsichtig von der unteren Gelenkhälfte entfernt ist. Da freilich die Reizbarkeit durch diese Eingriffe geschädigt wird, so kann aus solchen Erfahrungen nicht genauer bemessen werden, welcher Verkürzung das sensitive Parenchym ohne eine von Aussen kommende Compression fähig ist.

Nach den Spannungserscheinungen an gereizten und ungereizten Gelenken zu urtheilen, sind die mittleren Parenchymschichten des unteren Gelenkwulstes am meisten reizbar. Es ist das von einiger Bedeutung, weil in diesen Zelllagen, übrigens auch in dem dem Gefässbündel näheren Parenchymgewebe, communicirende Intercellularräume bestehen, welche den äusseren Zelllagen fehlen. Falls also aus Zellen dieser in einer Reizbewegung Wasser austritt, muss dasselbe innerhalb der Wandungen oder von Zelle zu Zelle fortbewegt werden, während für diesen Zweck in den inneren Zelllagen das Intercellularsystem zur Verfügung steht.

In der That lässt sich direct zeigen, dass während einer Reizbewegung aus Zellen der unteren Gelenkhälfte Wasser austritt, das einen Theil der Intercellularräume injicirt und in diesen theilweise in Stengel oder Blattstiel sich bewegt, zum Theil wohl auch in die obere Gelenkhälfte übertritt und zu einem kleinen Theil in das Gefässbündel eintritt[1]. Letzteres ist aus der später (§ 55) zu behandelnden Fortpflanzung des Reizes zu folgern, der Austritt des Wassers aus Gelenken aber kann direct wahrgenommen werden, wenn man von demselben den Blattstiel durch einen scharfen Schnitt abtrennt[2]. Wird dann, nach zuvorigem Aufenthalt im dampfgesättigten Raum, gereizt, so schiesst Wasser aus der Schnittfläche hervor, und bei sorgfältiger Beobachtung lässt sich feststellen, dass dasselbe zunächst aus inneren, jedoch nicht aus den innersten Parenchymschichten der unteren Gelenkhälfte kommt. Ein wenig später dringt zuweilen auch etwas Wasser aus dem entsprechenden Gewebe der oberen Gelenkhälfte hervor.

Mit der Reizbewegung wird ein Theil der zuvor luftführenden Intercellularräume injicirt, wie das plötzliche Auftreten einer dunklen Färbung anzeigt, die in gleicher Weise beobachtet wird, wenn luftführende grüne Gewebe unter der Luftpumpe mit Wasser injicirt werden. Diese Dunkelfärbung findet auch dann statt, wenn die Einkrümmung des Gelenkes durch entsprechendes Festhalten des Blattstiels verhindert ist, und wenn man Mimosa in einem weniger reizempfänglichen Zustand benutzt, kann man beobachten, wie sich von der berührten Stelle aus die Färbung sehr schnell über die ganze untere Gelenkhälfte

---

1) Aus mikrometrischen Messungen ergab sich, dass die untere reizbare Gelenkhälfte bei der Einkrümmung erheblich an Volumen abnimmt, die obere, sich verlängernde Gelenkhälfte ein klein wenig an Volumen gewinnt (l. c., p. 23).

2) Pfeffer, l. c., p. 32.

verbreitet. In den dem Gefässbündel zunächst liegenden Zelllagen bleiben, wie der anatomische Befund zeigt, die Intercellularräume mit Luft erfüllt (l. c., p. 35 ff).

Bei Mimosa pudica und bei Staubfäden der Cynareen ist also die Senkung des Turgors und die damit verknüpfte Wasserauspressung und Erschlaffung der sensitiven Zellen die Ursache der Reizbewegung, welche in habituell verschiedener Weise nach Maassgabe der in den fraglichen Organen gegebenen Dispositionen sich abspielt. In beiden Fällen sinkt deshalb mit dem Turgor die Biegungsfestigkeit der Organe und, nach der früher (II, p. 184) erwähnten Methode gemessen, fand Brücke[1]) den Ausschlagswinkel nach der Reizung der Gelenke von Mimosa pudica auf das 2—3fache vergrössert, und Hofmeister[2]) constatirte für Cynareen ähnliche Verhältnisse. Da nun eine derartige Erschlaffung gleichfalls in den gereizten Gelenken von Oxalis acetosella[3]) stattfindet und an durchschnittenen Staubfäden von Berberis vulgaris[4]) unter günstigen Verhältnissen mit einer Reizkrümmung Wasser aus der Schnittfläche hervorschiesst, so wird in diesen Organen die Reizkrümmung aller Wahrscheinlichkeit nach durch gleiche Ursachen veranlasst, wie in den beiden anderen oben behandelten Pflanzen.

Bei dem Mangel von Intercellularräumen muss in den Staubfäden von Berberis das aus den Zellen gepresste Wasser innerhalb der Zellwandungen fortgeleitet werden. Eine genügend schnelle Fortbewegung kann bei der geringen hier in Betracht kommenden Wassermenge kein Bedenken erregen, und damit aus den Zellen der Staubfäden der Cynareen und des Gelenkes von Mimosa pudica das Wasser so schnell austritt, wie es die Reizbewegung erfordert, brauchen die Zellwandungen keine grössere Filtrationsfähigkeit als Thierblase zu besitzen[5]).

Die durch Reizung erzielte Turgorsenkung und demgemäss die Bewegungskraft erreicht sicher oft sehr ansehnliche Werthe. Durch Ermittelung des Gewichtes, welches zum Ausziehen der Staubfäden von Cynara scolymus auf die zuvorige Länge nöthig ist, ergibt sich, dass der Turgor jedenfalls um mehr als eine Atmosphäre sinkt[6]), und eine Senkung von mindestens 2—5 Atmosphären berechnet sich für Mimosa pudica aus der zum Aufhalten der Reizkrümmung nöthigen Kraft[7]).

Um indess mit Sicherheit die Senkung des vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druckes als Ursache der Reizbewegung zu erweisen, bedurfte es des Nachweises, dass diese nicht etwa Folge einer Steigerung der elastischen Kraft der Zellhaut sei, denn durch solche würde gleichfalls eine Verkleinerung der Zellen unter Auspressung von Wasser zu Stande kommen. Thatsächlich bleibt aber, wie ich zeigte[8]), die Elasticität der Wandungen in den Staubfäden der Cynareen während der Reizbewegung unverändert. Dieses lehrten Ver-

---

1) J. Müller's Archiv für Physiol. 1848, p. 440.

2) Pflanzenzelle 1867, p. 311; Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 145.

3) Pfeffer, l. c., p. 74. 4) Pfeffer, l. c., p. 158. 5) Näheres Pfeffer, l. c., p. [illegible]

6) Pfeffer, l. c., p. 122, u. Osmotische Unters. 1877, p. 179.

7) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 111. Hier ist Näheres über die Ausführung der Experiments nachzusehen.

8) Physiol. Unters. 1873, p. 116.

suche mit eben contrahirten und mit expandirten, aber durch Chloroform unempfindlich gemachten Staubgefässen, und zum Ueberfluss wies ich nach, dass auch im Moment der Reizung der Elasticitätsmodulus der Zellhaut nicht gesteigert wird. Es geht dieses daraus hervor, dass das Gewicht, welches den eben contrahirten Staubfaden gerade auf die frühere Länge zu dehnen vermag, auch ausreicht, um jede Contraction bei einer Reizung zu verhindern, was ja dann nicht der Fall sein könnte, wenn durch vorübergehend gesteigerte elastische Kraft der Wandungen Wasser aus den Zellen gepresst würde. Die Ausführung dieser Versuche mag im Original (p. 110, 117) nachgesehen werden.

Welche Vorgänge innerhalb der Zelle die Herabdrückung des vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druckes herbeiführen, bedarf freilich noch näherer Ermittlung, und nur mit Wahrscheinlichkeit darf man annehmen, dass eine Senkung der osmotischen Arbeitskraft die Ursache der Contraction wird. Eine solche Senkung muss dann ebenso wirken, wie in dem früher benutzten Beispiel (p. 233), in welchem Wasser in einen elastisch dehnbaren Schlauch getrieben wurde und der nachlassenden Thätigkeit der Pumpe, so schnell es eben die Filtration des Wassers durch die Wandung erlaubt, eine Contraction auf dem Fusse folgte.

Indem wir unten auf die Bedingungen, unter welchen obige Hypothese begründet ist, zurückkommen, machen wir hier auf das bedeutsame Factum aufmerksam, dass die im Inneren der Zelle durch Reizung geschaffenen Veränderungen nur transitorisch sind und die zur Wiederausdehnung der contrahirten Organe nöthigen Zustände sich unabhängig von der Reizbarkeit wieder herstellen [1]. Denn wenn auch durch sofort nach der Contraction vorgenommene Chloroformirung die Wiederkehr der Reizbarkeit verhindert wird, gehen doch Staubfäden von Cynareen und Gelenke von Mimosa pudica auf die dem reizempfänglichen Zustand entsprechende Stellung zurück, und eben das beobachtet man an Gelenken von Mimosa, in denen die Rückkehr der Reizbarkeit durch genügend schnell aufeinanderfolgende Stösse verhindert wird [2]. Nach Sistirung dieser Stösse oder der Chloroformwirkung stellt sich die Reizbarkeit allmählich wieder ein, es kommt also offenbar etwas hinzu, das mit den expandirenden Kräften nicht nothwendig verknüpft ist, indess diese vorübergehend herabzudrücken vermag. Offenbar wird letzteres erreicht durch eine Vernichtung des Gleichgewichtszustandes, dem die im Organismus gegebenen Constellationen immer wieder zustreben, und diesem Streben entspringt eben die Wiederausdehnung der gereizten Organe.

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 143; Osmot. Unters. 1877, p. 192.

2) Wird Mimosa pudica chloroformirt, so erheben sich die Blattstiele etwas und die Biegungsfestigkeit der Gelenke nimmt ein wenig zu. Solches wird nicht beobachtet, wenn die Erhebung des gereizten Gelenkes durch schnell aufeinander folgende Stösse erzielt wird (Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 61 u. 64). Vorübergehend erhebt sich übrigens nach einer Reizbewegung der Blattstiel über das Niveau, welches er fernerhin als Gleichgewichtslage annimmt (l. c., p. 58). — Werden Stösse gegen das primäre Gelenk in kurzen Intervallen applicirt, so ist die Reizbarkeit dauernd sistirt, wenn aber die Stösse in Zwischenräumen von mehr als 2 Minuten aufeinander folgen, wird von Zeit zu Zeit eine Reizbewegung ausgelöst. Bei schwächeren Erschütterungen scheint nach Beobachtungen von Desfontaines, Göppert und Hofmeister Mimosa pudica nicht nur in die ausgebreitete Stellung zurückzukehren, sondern nun auch durch einen stärkeren Stoss reizbar zu sein (Pfeffer, l. c., p. 56).

Der Stoss wirkt also offenbar auf diese besondere Constellation, durch deren Vermittlung die Expansionskraft heruntergedrückt wird; — so viel lässt sich immerhin aus obigen Erwägungen folgern, wenn auch diese Verhältnisse im Näheren gänzlich unbekannt sind. Um den Thatsachen vorläufig Rechnung zu tragen, mag man immerhin die Ursache der Receptivität in dem Hinzukommen eines Körpers oder, allgemeiner gesagt, einer molecularen Constellation suchen, die durch Stoss gleichsam explosionsartig zerstört wird und hierbei die bisherige Anordnung innerhalb der Zelle vorübergehend so stört, dass eine Senkung der Expansionskraft eintritt. Um wieviel diese herabgeht, das hängt wieder von der supponirten explosionsfähigen Masse ab, denn wenn ein durch schnell aufeinander folgende Stösse unempfindlich gehaltenes Gelenk von Mimosa pudica nach kurzer Ruhezeit gereizt wird, findet eine nur geringe Senkung statt und es bedarf einer gewissen Zwischenzeit, ehe die volle Bewegungsamplitude wieder ausgelöst wird [1]).

Zellmechanik der Reizbewegungen. Der vom Zellinhalt gegen die Zellwandung ausgeübte Druck, der Turgor der Zelle also, hängt nicht ganz allein von osmotischer Leistung ab, und demgemäss könnte auch die entsprechende Variation eines anderen der in der Expansionskraft mitwirksamen Factoren die Ursache der Reizbewegungen werden. Ausser durch Osmose könnte auch durch Quellung des Protoplasmas Expansionskraft entstehen, also gleichfalls durch wasseranziehende Wirkung, die aber von ungelösten Theilen ausgeht, ferner könnte der Protoplasmakörper, wie der der Myxomyceten, Eigengestaltungen anstreben und so nöthigenfalls einen einseitig gerichteten, also nicht mehr hydrostatischen Druck ausüben. Immer aber ist zur Herstellung der Turgescenz eine osmotische Spannung nöthig, da der Zellsaft dem Protoplasmakörper als Stützpunkt dient und letzterer gegen die Zellwand nicht mehr ansehnlichen, gleichviel wie entstehenden Druck ausüben kann, wenn nicht durch die osmotische Spannung im Zellsaft der Protoplasmakörper gegen die Wand gepresst wird. Aus diesen Erwägungen ergibt sich aber sogleich, dass durch Einwirkung von Salzlösungen nicht nur der osmotische Druck, sondern auch die aus allfälligen anderen Ursachen entspringende Expansionskraft aufgehoben wird, und ohnehin wird durch Salzlösungen, auch wenn diese nicht eindringen, dem Protoplasma Quellungswasser entzogen. Ueber den Turgorzustand in gereizten Organen kann die vergleichende plasmolytische Methode natürlich dann keinen Aufschluss geben, wenn, wie bei Mimosa, Cynareen u. s. w. die Veränderungen nur vorübergehend sind und in Schnitten aus den gereizten Objecten die dem expandirten Zustand entsprechenden Verhältnisse sich herstellen [2]). Diese Umstände hat de Vries in seinen plasmolytischen Experimenten nicht in Erwägung gezogen, vielmehr jede durch Salzlösungen rückgängig zu machende Dehnung ohne weiteres als Erfolg einer gesteigerten osmotischen Leistung angesprochen.

Die ansehnliche Kraft, mit der bei Mimosa und Cynareen die Reizbewegungen ausgeführt werden, macht ein einfaches Gestaltungsstreben des Protoplasmas als Ursache der Expansion und Contraction unwahrscheinlich, da die in gewöhnlichen vegetativen Zellen enthaltenen Protoplasmakörper schon einem geringen Drucke nachgeben. Die nächste Ursache der Contraction würde demgemäss in einer Senkung der Wasser in die Zellen schaffenden Pumpkraft zu suchen sein. Mag man hier nun immerhin osmotische Leistungen für wahrscheinlicher halten, so ist solches doch nicht streng zu erweisen, und möglich wäre auch, dass die von den Micellen organisirter Körper ausgehenden wasseranziehenden Wirkungen variiren. Auch solche Quellung würde einen allseitig gerichteten (hydrostatischen) Druck erzielen, dessen Existenz sich an Schnitten aus verkürzten Staubfäden von Cynara scolymus dadurch zu erkennen gibt, dass während der Verlängerung an den frei liegenden Zellen die Seitenwandung sich etwas nach Aussen wölbt [3]). Aus der Thatsache der Wasser-

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 59.

2) Vgl. Hilburg, Untersuchungen aus d. Bot. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 23.

3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 132. — Die nur geringfügige Hervorwölbung der

auspressung während der Reizbewegung lässt sich nicht ohne weiteres ein Schluss auf die Ursachen der Expansionskraft des Zellinhalts machen, denn Wasserauspressung tritt eben immer ein, sobald die vom Zellinhalt ausgehende Expansionskraft geringer wird, als der von der Zellwandung ausgeübte Gegendruck, und gleichviel, wie dieses Missverhältniss plötzlich hergestellt ist, erfolgt eine schnelle Contraction, wenn nur die Zelle eine genügend schnelle Filtration des Wassers nach Aussen gestattet. Dagegen kann, so lange nicht Diosmose gelöster Körper damit eingeleitet wird, eine Steigerung der Filtrationsfähigkeit der Plasmamembran die Ursache der Contraction nicht werden[1]. Irrige Anschauungen, die ich in dieser Richtung hegte, wurden durch meine »Osmotischen Untersuchungen« widerlegt, aus deren Resultaten sich auch ergibt, dass beliebige Modificationen der Filtrationsfähigkeit der Zellhaut keine Reizcontraction herbeizuführen vermögen. Osmotisch wirksame Körper können aber in nennenswerther Menge bei einer Reizbewegung nicht mit dem Wasser aus den Zellen austreten, da ein mit Wasser injicirter und in Wasser liegender Staubfaden, wiederholt gereizt, immer wieder zur ursprünglichen Länge zurückkehrt. Dieses wäre aber nicht möglich, wenn mit dem Wasser osmotisch bedeutungsvolle Stoffe austräten, die in diesem Experimente sicher theilweise dem Staubfaden entzogen würden und deshalb nicht in die sich wieder ausdehnenden Zellen hätten zurücktreten können. Durch diese Versuche, übrigens auch durch andere Erwägungen, wird die von vornherein sehr unwahrscheinliche Annahme widerlegt, dass die Contraction erfolge, indem durch Reizung die in der Zellwandflüssigkeit imbibirten Körper eine gesteigerte osmotische Wirkung erlangen.

Wie obige Kritik zeigt, ist also Natur und Art der Vorgänge, in Folge derer die Expansionskraft in Zellen durch Stoss sinkt, noch näher zu bestimmen. Ein weiteres Eindringen darf übrigens durch fernere Forschungen erhofft werden, und vielleicht gelingt es, ein geeignetes Object zu finden, in dem eine sichtbar werdende Reaction den Vorgang im Innern der Zelle näher zu präcisiren vermag. Ich erinnere in dieser Hinsicht an die Bd. II, § 53 zu besprechende Zusammenballung in dem Zellsaft der Drüsenhaare von Drosera, ein Vorgang, der zwar nicht die Ursache der Reizbewegung dieser Haare ist, der jedoch zu einer Contraction führen würde, wenn z. B. in Filamenten von Cynara auf solchem Wege ein osmotisch wirksamer Körper ausgefällt würde. Natürlich würde eine Entstehung osmotisch weniger wirksamer, jedoch löslicher Stoffe denselben Erfolg haben. Nach dem ungemein rapiden Verlauf besagter Ausfällung in den Drüsenhaaren von Drosera muss man auch die Möglichkeit zugeben, dass eine zur Herabsetzung des Turgors führende Reaction genügend schnell im Zellsaft verlaufen könnte, doch möchte ich eher glauben, dass in den Reizcontractionen der hierzu führende Vorgang im Protoplasma sich abspielt. Sollte ein solcher Vorgang in letzterem nicht durch gelöste, sondern durch ungelöste Stoffe vermittelt werden, so handelt es sich doch in jedem Falle um plötzliche Variation der Anziehungskraft gegen Wasser oder, falls die Eigengestaltung des Protoplasmas ins Gewicht fällt, der Micellen unter sich[2].

Seitenwand und die relativ ansehnliche Längenzunahme der Zellen erklärt sich daraus, dass, wie Bd. II, § 3 mitgetheilt ist, die Wandungen in den Staubfäden der Cynareen am dehnbarsten in Richtung der Längsachse der Zellen sind.

1) Vgl. I, § 11. Allerdings ist, auch wenn keine Diosmose stattfindet, die Qualität der für die osmotische Leistung maassgebenden Membran für die zu Stande kommende Druckhöhe von Bedeutung, doch ist aus verschiedenen Gründen sehr unwahrscheinlich, dass die nambafte Senkung des Turgors in der Reizbewegung durch eine Veränderung in der Plasmamembran erzielt wird.

2) Vines (Arbeit. d. Würzb. Instituts 1878, Bd. 1, p. 146) möchte, ohne übrigens irgend einen maassgebenden Grund anzuführen, durch eine active Contraction des Protoplasmas die Reizcontraction und die damit verknüpfte Austreibung von Wasser erklären. Offenbar hat aber Vines sich den bezüglichen Zellmechanismus nicht genügend klar gemacht, denn er verkennt augenscheinlich die Bedeutung der elastisch gespannten Zellwand und übersieht, dass ein Wasseraustritt durch Filtration unter Druck auch dann zu Stande kommt, wenn die Contraction durch nachlassende osmotische Pumpkraft verursacht wird. Die Bemerkung Vines', die Schnelligkeit der Contraction sei mit Variation osmotischer Action unvereinbar, entspringt wohl nur mangelhafter Ueberlegung der Sachlage. Denn für die Schnelligkeit der Filtration

In den Zellen der Staubfäden von Centaurea jacea ist in Folge der Reizung keine zu einem Aufschluss über den inneren Vorgang geeignete Aenderung zu bemerken, und auch wenn die in Folge einer Reizung angestrebte Bewegung durch ein entsprechendes Festhalten der Filamente gehindert ist, bleibt der Protoplasmakörper der Wandung angepresst[1], wie es ja immer der Fall sein muss, wenn ein genügender Rest von Expansionskraft verbleibt. Andernfalls würde der Protoplasmakörper von der Wandung zurückweichen können, und das wurde u. a. in Folge von Druckwirkungen von Nägeli[2] an Spirogyra, von Hofmeister[3] an Nitella beobachtet. Wären die Wandungen der Zellen dieser Pflanzen durch Turgor genügend verlängert gewesen, so würde natürlich durch einen solchen Eingriff eine entsprechende Contraction erfolgen. Welche inneren Ursachen in diesen Fällen die Abhebung des Protoplasmakörpers verursachen, bedarf gleichfalls noch näherer Ermittlung.

Sollte die Ursache der Reizbewegung von Mimosa pudica u. s. w. in einem Herabgehen der osmotischen Leistung liegen, so wird es sich offenbar nur um wieder rückgängig zu machende molekulare Umwandlungen (etwa um Bildung osmotisch weniger wirksamer Molekülverbindungen) handeln können (vgl. I, § 11), da nach dem Rückgang die zuvorige Biegungsfestigkeit in dem Gelenke von Mimosa wieder hergestellt wird. In den Ranken, in Wurzeln u. a. dürften indess durch Contact auch Stoffmetamorphosen veranlasst werden, die, so wenig wie das Wachsen selbst, nicht wieder rückgängig werden. Ueberhaupt mögen wohl die inneren Vorgänge nicht in allen Reizbewegungen identisch sein, und wenn, wie es scheint, in Ranken und in Drüsenhaaren von Drosera durch Contactreiz die Zuwachsbewegung der neutralen Achse beschleunigt wird, so dürfte man auf eine durch den Reiz erzielte Steigerung des Turgors, wenigstens auf der convexen Flanke, schliessen (II, § 48). Eine Variation des Turgors ist aber nach den früher mitgetheilten Experimenten als mechanische Ursache der Reizbewegung von Ranken als erwiesen anzusehen. Ob nun gerade, wie de Vries[4] annimmt, die Neubildung organischer Säuren, resp. von Salzen dieser, die Steigerung des Turgors bedingt, ist möglich, aber nicht so erwiesen, dass man diesen Vorgang schon mit Sicherheit als die Folge des Contactreizes hinstellen könnte. Da hier nicht auf eine weitläufige Discussion dieses Gegenstandes eingegangen werden kann, so sei hier nur darauf hingewiesen, dass z. B. ohne tiefer eingreifende Metamorphosen etwa durch Dissociation von Molekülverbindungen, eine osmotisch wirksamere Lösung entstehen könnte, und solche Dissociation könnte auch noch fernerhin mitwirken, um in den mit dem Wachsthum an Volumen zunehmenden Zellen eine Senkung des Turgors zu verhüten[5]. Auch dann wäre es ja wohl möglich, dass organische Säuren, resp. deren Salze, wo sie gelöst sind, auch osmotisch wirken (vgl. I, § 11), die Variation und die Erhaltung des Turgors vermitteln. Vielleicht bieten auch in dieser Hinsicht verschiedene einzelne Pflanzenorgane Unterschiede.

Als Thatsache, die aber noch eines näheren Studiums bedarf, um sie in Connex mit

---

[illegible] gleichgültig, ob die Anziehungskraft zwischen den in der Zelle vorhandenen [illegible] gelösten Partikeln einerseits und Wasser anderseits verringert wird, [illegible] Schwankung wechselseitiger Anziehungskräfte erfordert jede Erklärung der Reizbewegungen. Im Texte ist übrigens auf plötzliche Reactionen, die gelöste Körper [illegible] hingewiesen, und die Chemie weiss doch nur, dass im Allgemeinen Reactionen zwischen gelösten Körpern am schnellsten verlaufen.

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 138, u. Bot. Ztg. 1875, p. 290, Anmerkung. — Die Protoplasmaabhebungen, welche Heckel in den Staubfäden von Berberis beobachtete, waren durch contrahirende Mittel oder durch Tödtung erzielte Artefacte. Vgl. die Kritik dieser Arbeiten in Bot. Ztg. 1875, p. 289, u. 1876, p. 9.

2) Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, p. 13. 3) Pflanzenzelle 1867, p. 333.

4) Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 9; Bot. Ztg. 1879, p. 830 u. 834. Vgl. I, [illegible].

5) Man muss hier übrigens auch als Möglichkeit ins Auge fassen, dass, wenn der osmotische Druck im Zellsaft während des Wachsens nur constant bleibt, eine jede, auch auf mechanischem Wege im Protoplasma entstehende Druckkraft den Ueberschuss von Expansionskraft schaffen könnte, welcher die eine Seite des sich krümmenden Organes schneller wachsen macht.

den in der Reizbarkeit thätigen Factoren zu bringen, sei hier mitgetheilt, dass nach Bert[1]) das primäre Gelenk von Mimosa pudica immer etwas kühler als der Stengel oder der Blattstiel ist, mit der Reizbewegung aber eine kleine Erwärmung eintritt, die indess nicht ausreicht, um die Temperatur des Gelenks auf die des Stengels zu erhöhen. Die Messungen wurden mittelst thermoelektrischer Nadeln und eines Multiplicators ausgeführt.

Die speziell im Blatt von Dionaea muscipula verfolgten elektrischen Ströme werden in § 90 (Bd. II) besprochen.

Historisches. Die obige Darlegung des Zellmechanismus in den Reizbewegungen von Mimosa pudica und Staubfäden der Cynareen basirt auf meinen Physiologischen Untersuchungen (1873)[2]) und auf einigen Ergänzungen, die durch meine Osmotischen Untersuchungen (1877, p. 188) ermöglicht wurden. Der nächste Erfolg jener Untersuchungen war der exacte Nachweis, dass die Zellhaut nur vermöge ihrer elastischen Spannung wirkt, die Veranlassung zur Bewegung aber auf der veränderlichen Expansionskraft des Zellinhalts beruht. In dieser Hinsicht bestanden keine übereinstimmenden Anschauungen, und entscheidende Versuche gab es nicht. Denn wenn auch in Brücke's[3]) in anderer Hinsicht bahnbrechender Arbeit die Reizbewegung von Mimosa pudica als Folge der mit Wasseraustritt verbundenen Erschlaffung der Zellen in der reizbaren Gelenkhälfte erkannt wurde, so ging doch unser Autor auf die inneren Ursachen dieses Vorgangs nicht weiter ein, und es musste unbestimmt bleiben, ob die zur Contraction führende Variation im Zellinhalt oder in der Zellhaut zu suchen ist. Cohn[4]) liess die Frage, ob Zellhaut oder Protoplasma activ seien, thatsächlich unentschieden, und wenn er weiterhin das Protoplasma als das eigentliche Contractile ansah, so war doch damit der Zellmechanismus nicht weiter erklärt, obgleich Cohn mit Recht die elastischen Eigenschaften der dehnbaren Wandungen betont, und Cohn scheint, wie auch Unger[5]), die Contraction der Zelle durch eine einfache Formänderung dieser, ohne Wasseraustritt, zu Stande kommen zu lassen. Dagegen sieht Hofmeister[6]) die Zellhaut als den reizbaren Theil an, indem er sich dabei auf unrichtige und z. Th. unklare Argumentationen stützt.

Die allmähliche Entwicklung der Erkenntniss, wie die Krümmungen im Gelenke von Mimosa pudica durch den Antagonismus der Gelenkhälften zu Stande kommen, ist in meinen Physiolog. Unters. (p. 3) geschildert. Nachdem Lindsay (1790) die Bewegung des Hauptblattstiels auf Expansion der oberen Gelenkhälfte geschoben hatte, erkannten Burnett und Mayo[7]) die untere Gelenkhälfte als die allein reizbare, ohne indess den Mechanismus allseitig richtig aufzufassen. Nachdem dann allmählich durch Dutrochet, Treviranus, Mohl bestimmtere Vorstellungen über die Spannung des Parenchyms gegen das Gefässbündel angebahnt waren, stellte Brücke (l. c.) fest, dass allein die Erschlaffung des Parenchyms der reizbaren Hälfte die Ursache der Einkrümmung der Gelenke wird.

Auf Verbreitung und Besonderheiten auffälliger Reizbewegungen kann in Folgendem nur in Kürze hingewiesen werden. Bewegungen in Gelenken, die sich denen von Mimosa pudica anschliessen, finden sich bei vielen Mimoseen und Oxalideen. Von ersteren sind u. a. Neptunia oleracea und Desmanthus plenus sehr reizbar; von letztern ist das

1) Mémoir. d. l'Acad. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 43, u. Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 895.

2) Aeltere Anschauungen, dass die Spiralgefässe die contractilen Theile seien u. s. w., sind in den »Physiol. Unters.«, p. 1 ff., angeführt. Einen Versuch einer mechanischen Erklärung der Reizbewegung von Mimosa machte auch schon Ray in Historia plantarum 1686, p. 1. Vgl. auch Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 579.

3) Archiv f. Physiologie 1848, p. 443.

4) Abhandlg. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 28. — Weiterhin verglich Cohn die contractilen Zellen einfach Muskeln (Zeitschrift f. wiss. Zoologie v. Siebold u. Kölliker 1863, Bd. 12, p. 366).

5) Bot. Ztg. 1862, p. 112, u. 1863, p. 350.

6) Pflanzenzelle 1867, p. 300. Vgl. ferner Flora 1862, p. 502, u. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 6 u. 128.

7) Quarterly Journal of Science, Literat. and Arts 1827, Bd. 24, p. 79, u. 1828, Bd. 25, p. 434. — Hier sind Lindsay's Beobachtungen mitgetheilt.

in Gewächshäusern verbreitete Biophytum sensitivum als sehr empfindlich bekannt[1]. Uebrigens finden sich alle wünschbaren graduellen Abstufungen zu weniger reizbaren Pflanzen, und auf starke Erschütterungen reagiren wohl alle Gelenke. Eine Reizbewegung auf solche kräftigere Eingriffe hat Mohl[2] für Robinia pseudacacia, viscosa, hispida, Meyen[3] für Gleditschia triacantha beobachtet. Es bedarf an diesen u. a. Pflanzen einiger kräftiger Erschütterungen, um eine merkliche Bewegung zu erzielen. Jedenfalls sind an vielen dieser Pflanzen auch schon die Cotyledonen reizbar, wie de Candolle[4] für Mimosa pudica, Darwin[5] für Oxalis sensitiva, Smithia sensitiva, auch für einige Arten des Genus Cassia constatirte. — Ob in den Reizbewegungen der jugendlichen, noch nicht ganz ausgewachsenen Blätter ein gewisser Zuwachs in den Gelenken zu Stande kommt, ist noch nicht untersucht.

Dionaea und Aldrovanda. Unter Verweisung auf die Arbeiten von Ch. Darwin[6], Munk[7] und Batalin[8] können hier nur kurze Andeutungen über die durch Stoss erzielten Bewegungen des Blattes von Dionaea muscipula gegeben werden. Das Zusammenschlagen erfolgt, wie es aus Fig. 31 in Bd. I, p. 235 zu ersehen ist, so, dass die Randstacheln wie Schneidezähne ineinandergreifen, und zwar wird dieses durch Convexwerden der Blattfläche erzielt. Abgesehen von der nur passiv sich verhaltenden Marginalzone, scheint das ganze Blatt (d. h. die zwei Blattlappen) bei der Bewegung betheiligt zu sein. Nach Batalin's Messungen würde die ansehnlichste Krümmung in einer dem Mittelnerv parallelen Zone der Lamina stattfinden, und der Mittelnerv, wenn überhaupt, jedenfalls nur wenig an der Bewegung betheiligt sein, während nach Darwin (l. c., p. 286) insbesondere die Rippe ansehnliche Bewegung vermittelt. Nach Batalin (l. c., p. 110) verkürzt sich mit dem Oeffnen die Unterseite des Blattflügels nicht, es wird also hier mit dem Oeffnen ein gewisses Wachsthum erzielt. Uebrigens spricht keine Erfahrung dagegen, dass eine analoge Zellmechanik wie bei Mimosa pudica die Ursache der Reizbewegung ist, ohne dass ein zwingendes Argument hierfür beigebracht wäre. Munk hat sich denn auch nach Wahrscheinlichkeitsgründen für solche Analogie erklärt und gezeigt, dass die mehr beiläufige Discussion Darwin's über den Zellmechanismus dem Sachverhalt kaum entspricht. Batalin's Erörterungen über diese Zellmechanik sind unklar.

Es scheint, wie bei Mimosa, nur das sich verkürzende Parenchym der Blattoberseite reizempfänglich zu sein, und demgemäss nur dann, wenn ein genügender Druck oder Stoss gegen dieses gerichtet wird, eine Bewegung zu erfolgen, die sich, aus gleichen Gründen wie bei Mimosa, über das ganze sensitive Parenchym verbreitet. Nach Munk (l. c. p. 101) bewirkt ein Druck auf eines der in Dreizahl auf jeder Blattfläche befindlichen Haare nur deshalb eine Reizung, weil diese Haare vermöge ihrer Insertion stark auf das reizbare Blattparenchym drücken, das Haar selbst ist aber in seinem freien Theil gar nicht reizbar und kann bei genügender Vorsicht hinweggeschnitten werden, ohne dass eine Bewegung erfolgt. Durch das Erschlaffen der Haarbasis in Folge der Reizung wird es nach Munk dem Haare ermöglicht, sich seitlich zu biegen, wenn es der gegenüberliegenden Blattfläche angepresst wird, und nach diesem Autor besteht das von Darwin an der verengerten Stelle des Haares angenommene Gelenk nicht. Ueber die Wirkung leichter, aufeinanderfolgender Stösse vgl. p. 226 Anmerkung.

Bei Aldrovanda vesiculosa ist der Bewegungsmechanismus augenscheinlich ähnlich wie bei Dionaea. Die Blätter jener Pflanzen klaffen übrigens nur bei höherer Temperatur, sind aber dann leicht durch Berührungsreiz zum Schluss zu bringen. Näheres ist zu ersehen bei Stein, Bot. Ztg. 1874, p. 389; Cohn, Beiträge zur Biologie 1875, I, Heft 3, p. 71; Darwin, Fleischfressende Pflanzen 1876, p. 290.

---

1) Aufzählungen bei Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 539; Dassen, in Wiegmann's Archiv f. Naturgeschichte 1838, Bd. 1, p. 347. — Die Literatur für Oxalis acetosella u. a. ist in meinen Physiol. Unters., p. 68, angeführt.

2) Vermischte Schriften 1845, p. 372. 3) L. c., p. 540.

4) Physiologie, übers. von Röper 1835, Bd. 2, p. 647.

5) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 105 u. 107.

6) Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 258.

7) Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 97.

8) Flora 1877, p. 105. — Einige Beobachtungen auch bei de Candolle, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. de Genève, 1876.

Alle Cynareen scheinen mehr oder weniger reizbare Staubgefässe zu besitzen, doch kommen in gleicher Weise sich contrahirende Filamente auch bei einzelnen Pflanzen aus andern Abtheilungen der Compositen vor, z. B. bei Cichorium intybus und Telekia speciosa[1]). Eine weitgehende elastische Dehnbarkeit der Wandungen besitzen auch manche nicht auffallend reizbare Staubgefässe, wie die von Helianthus annuus[2]).

Von andern Staubfäden schliessen sich, wie schon erwähnt, die von Berberis, ebenso die von Mahonia, offenbar an den Bewegungsmechanismus von Mimosa pudica an. Die gleichfalls reizbaren Staubfäden von Sparmannia africana, Helianthemum, manchen Cistus-Arten, von Opuntia und Cereus müssen noch näher untersucht werden. In diesen Staubfäden scheint eine gegen die Blumenblätter hinzielende Bewegung bevorzugt zu sein, doch soll ihnen auch die Fähigkeit zukommen, seitliche und zwar auf der Contactseite concave Krümmungen auszuführen. Nähere Aufhellung über den Bewegungsmechanismus bringen die vorliegenden Untersuchungen nicht. Die wesentliche Literatur ist angegeben bei Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 764; Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 353; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 311. Hierzu kommen noch aus jüngerer Zeit einige Beobachtungen Heckel's, Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 49.

Reizbare Narben besitzen Mimulus und andere Scrophularineae, Martynia, Bignoniaceae u. a. Pflanzen, bei denen die spreizenden Narben in Folge einer Berührung zusammenschlagen. Auch über diese Objecte, sowie über den reizbaren Narbentheil von Goldfussia anisophylla, ist der Bewegungsmechanismus noch nicht kritisch bearbeitet. Die Literatur ergibt sich aus den Citaten in meinen Physiol. Untersuchungen. Einige Beobachtungen Heckel's finden sich in Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702.

Einige Fälle, in denen es zweifelhaft ist, ob eine hierher gehörige Reizbarkeit vorliegt, sind in meinen Physiol. Untersuchungen citirt. Dass die Bewegungen der Griffelsäule von Stylidium adnatum nicht zu diesen Berührungsreizen gehören, ist II, p. 192 mitgetheilt, und nach diesen Erfahrungen bedürfen auch die für andere Arten von Stylidium vorliegenden Angaben von Reizbarkeit erneuter Prüfung.

Contactreize.

§ 53. Ausser an den schon behandelten Ranken werden auffallende Bewegungen durch Contact mit einem festen Körper an Blättern von Drosera, Pinguicula und an Wurzeln erzielt. In letzteren bewirkt eine dauernde Berührung der Spitze eine Krümmung in der wachsenden Zone (Fig. 30), welche die Wurzel von der Contactstelle hinwegführt, während ein Contact der wachsenden Region in dieser, analog wie bei Ranken, eine nach dem berührenden Körper hin concave Krümmung erzeugt. Die Krümmungsrichtung fällt also gerade entgegengesetzt aus, je nachdem die an der Beugung selbst nicht activ betheiligte Spitze oder die wachsende Region gereizt wird, die also beide sensitiv sind, jedoch in spezifisch verschiedener Weise auf dauernden Contact reagiren.



Fig. 30. *A* Keimpflanze von Vicia faba, deren Wurzelspitze einseitig, an der dunkel gehaltenen Stelle, durch Betupfen mit Höllenstein gereizt wurde. *B* Zea mais. Die Reizung geschah hier mittelst eines durch Gummischleim an die Wurzelspitze angeklebten Cartonstückchens. Die Figuren stellen die Pflanzen 28 Stunden nach Reizung der Wurzelspitzen vor. Während dieser Zeit wurden die Keimlinge im dampfgesättigten Raume gehalten.

Bei Drosera sind allein die Köpfchen der Blattdrüsenhaare empfindlich gegen Contact, die Einkrümmungsbewegung aber wird nicht durch diese Köpfchen und die näher liegende Zone der

1) Lit. vgl. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 151.

2) Pfeffer, l. c., p. 107.

Haare, sondern durch die untere Partie dieser, vornehmlich durch eine der Basis nähere [Zone vermittelt (vgl. Fig. 32 in Bd. I, p. 235). Bei genügend kräftigem Reiz werden auch Bewegungen in anderen Drüsenhaaren ausgelöst, deren Köpfchen unberührt blieben, und auch an der Blattlamnia treten Beugungen ein. Letztere wird bei Drosera rotundifolia mehr oder weniger hohl, während die länglichen Blätter von Drosera intermedia und anglica sich concav auf der Oberseite biegen und nöthigenfalls den reizenden Körper hakenartig umfassen. Bemerkenswerth ist, dass, wie schon Bd. II, p. 228 bemerkt wurde, die Drüsenhaare in Folge eines von dem eigenen Köpfchen ausgehenden Impulses nach dem Centrum der Blattscheibe von Drosera rotundifolia sich beugen, während ein von einem anderen Drüsenhaar übermittelter Reiz erzielt, dass mehr oder weniger nach diesem Haare hin, wie es auch aus Fig. 32 zu ersehen ist, die Krümmungen der anderen Haare gerichtet sind. Das gilt ebenfalls für die kürzeren Drüsenhaare der Blattmitte, die bei Reizung des eigenen Drüsenköpfchens sich gar nicht krümmen. Diese Bewegungen sind mit Rücksicht auf die Verdauung von Insekten bedeutungsvoll, indem durch dieselben die Drüsenköpfchen nach einem Punct hin dirigirt werden, und so ihr Secret über ein gefangenes Insekt ergiessen. Eine ganz genaue Convergenz wird freilich nicht erreicht, und wenn gleichzeitig von dem eigenen Drüsenköpfchen und von einem anderen Drüsenhaar ausgehende Impulse wirken, so scheinen resultirende Bewegungsrichtungen herauszukommen[1].

Die Krümmungen in Wurzeln kommen wohl zweifellos durch Wachsthum zu Stande, und solches ist auch in den Bewegungen der Drosera longifolia betheiligt. Batalin[2] fand nämlich durch Messungen an Marken, die auf der Rückseite des Blattes angebracht waren, dass mit einer hin- und hergehenden Bewegung ein Zuwachs verknüpft war, und selbst während der Ausgleichung der Krümmung die Distanz der Marken auf der zuvor convexen Rückenseite sich vergrösserte. Auch die Drüsenhaare fand dieser Forscher nach der Ausgleichung einer Einkrümmung verlängert. Ob hier eine Turgescenzänderung die Ursache der bezüglichen Wachsthumsvorgänge wird, ist noch nicht näher ermittelt[3].

Gänzlich unbekannt ist auch noch, welche Verkettung von Auslösung und Leitung die Impulse vermittelt, vermöge welcher entfernte Partien Bewegungen ausführen, die zum Theil ihrer Richtung nach durch diese Impulse orientirt werden. Die Ausgiebigkeit dieser Bewegungen, also die Intensität dieser Impulse, hängt jedenfalls von der Intensität der Reizung auch da ab, wo der sensitive und der die Bewegung ausführende Theil räumlich nicht zusammenfallen. Denn wirkt ein zu geringer Contact auf die Wurzelspitze oder das Drüsenköpfchen von Drosera, so erfolgt überhaupt keine Bewegung, und wie diese mit dem auf die Drüsen ausgeübten Reiz steigt, tritt besonders bei Drosera deutlich hervor. Ein schwacher Reiz erzeugt hier nur langsame und mässige Be-

---

1) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 221 u. 249.

2) Flora 1877, p. 36. Hiernach scheint eine Bewegung eine Wachsthumsbeschleunigung der neutralen Achse zu bewirken.

3) Darwin's beiläufige Bemerkungen über diesen Mechanismus stimmen jedenfalls nicht mit dem wahren Sachverhalt. Bemerkenswerth ist eine Beobachtung, nach der auf der concav gekrümmten Seite der Drüsenhaare der Inhalt blasser wird (Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 230 u. 251).

gung an dem das gereizte Köpfchen tragenden Haar, während stärkerer Reiz auch Krümmung anderer, eventuell aller Haare des Blattes erzielen kann. Letzteres erfolgt sicherer und schneller, wenn gleichzeitig von mehreren Drüsenköpfchen Impulse ausgehen. Wie von der Intensität dieser das Ausmaass der zur Bewegung führenden inneren Vorgänge abhängig ist, ergibt sich ferner daraus, dass die zuletzt und wohl schwächst gereizten Tentakel ihre Krümmung frühzeitiger als die zuerst eingekrümmten Drüsenhaare ausgleichen [1].

Als Reiz wirken auf die sensitiven Drüsenköpfchen und Wurzelspitzen nicht nur der Contact an sich indifferenter Körper, sondern auch gewisse chemische Eingriffe, die übrigens analoge, wenn auch bei Drosera der zeitlichen Dauer nach abweichende Bewegungen erregen. Die Drüsenköpfchen von Drosera werden durch die spezifische Wirkung vieler stickstoffhaltiger und anderer Körper gereizt, die in Lösung applicirt werden (§ 54. — Wassercontact wirkt nicht reizend). Dagegen ist es wohl keine spezifische chemische Wirkung, sondern ein Erfolg der Verletzung, wenn nach Darwin ein einseitiges Betupfen der Wurzelspitze mit Höllenstein als Reiz wirkt, denn derselbe Erfolg wird auch durch Wegschneiden einer seitlichen Lamelle von der conischen Wurzelspitze erzielt, und zwar erfolgt hiernach, wie bei Contact, eine von der verletzten, resp. geätzten Flanke hinwegzielende Bewegung. Eine solche unterbleibt allerdings, wenn die Spitze zu stark mit Aetzmitteln behandelt wird, offenbar weil hier mit schneller Vernichtung des Lebens die Uebermittlung eines Impulses auf die bewegungsfähige Zone verhindert wird. Der Eintritt einer in der stark geätzten Zone nach dem abgestorbenen Gewebe hin concaven Krümmung ist als Erfolg der durch alleiniges Wachsthum der antagonistischen Flanke erzielten bezüglichen Spannung leicht verständlich.

Die Empfindlichkeit ist bei Drosera auf das Drüsenköpfchen und die diesem unmittelbar angrenzende Partie des Haares beschränkt. Demgemäss wirken Contact, Reibung oder chemische Reize nicht, wenn sie dem Stiele der Drüsenhaare oder einer der Blattflächen applicirt werden, und ein Drüsenhaar ist nach Wegschneiden des Köpfchens nicht mehr direct reizbar, kann aber noch durch den von einem andern Haar ausgehenden Impuls gereizt werden [2]. Bei plötzlichem Zerquetschen der Drüsenhaare erfolgt offenbar deshalb öfters keine Bewegung, weil die Tödtung verhinderte, dass auslösende Wirkung zu Stande kam.

Die durch Contact erzielten Reizbewegungen der Drüsenhaare und der Lamina von Drosera rotundifolia wurden von Roth [3] entdeckt. Nitschke [4] gab dann eine im Allgemeinen richtige Darstellung der Bewegungserscheinungen und ihrer Ausbreitung auf direct nicht gereizte Theile. Hinsichtlich der Beschränkung der Reizbarkeit auf das Drüsenköpfchen kam Nitschke nicht zu ganz richtigem Resultate. Der wahre Sachverhalt wurde durch Ch. Darwin [5] aufgedeckt, der die Kenntniss unseres Gegenstandes auch in anderer Hinsicht vielfach erweiterte, so auch den (II, § 54) zu besprechenden Unterschied zwischen mechanischen und chemischen Reizen erkannte.

Vielfache habituelle Eigenthümlichkeiten können hier nicht weiter berücksichtigt werden. Hinsichtlich der ungemeinen Empfindlichkeit sei bemerkt, dass nach Darwin (l. c., p. 24) ein Haarstückchen von 0,000822 mgr Gewicht merkliche, wenn auch schwache Einbiegung

---

1) Darwin, l. c., p. 212, 218, 235, 250. 2) Darwin, l. c., p. 208 u. 249.

3) Beiträge zur Botanik 1782, Thl. 1, p. 60. 4) Bot. Ztg. 1860, p. 229.

5) Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 1. Hier und bei Nitschke ist auch die weitere Literatur angegeben.

des Haares von Drosera und ebenso die noch zu besprechende Zusammenballung im Zellinhalt erzielte. Um reizend zu wirken, muss aber der feste Körper durch das Secret des Köpfchens bis auf dieses gelangen. Ein Reiz kann schon nach 10 Secunden eine eben wahrnehmbare Bewegung und eine deutlichere Einbiegung in 1 Minute bewirken. Die völlige Einkrümmung, welche besonders für die randständigen Drüsen eine weitgehende Bewegung erfordert, ist je nach Umständen in weniger als 1 Stunde oder auch erst in einigen Stunden bei Drosera rotundifolia vollendet, innerhalb dieser Zeiten kann auch durch Fortpflanzung des Reizes auf andere Haare eine Einkrümmung sämmtlicher nicht direct gereizter Drüsenhaare bewirkt werden. Alles dieses vollzieht sich ähnlich bei mechanischem und bei chemischem Reiz. In letzterem Falle aber dauert, sofern das Insekt oder ein Eiweissstückchen auf dem Blatte verbleibt, die Einkrümmung länger, selbst über 7 Tage, während nach einem mechanischen Reiz, auch wenn der indifferente Körper nicht entfernt wird, bald die rückgehende Bewegung beginnt und schon in einem Tage oder in noch kürzerer Zeit vollendet sein kann (vgl. Darwin, l. c., p. 8—22 u. 147).

Ausscheidung im Zellsaft. Hand in Hand mit der Reizbewegung geht eine Ausfällung im Zellsaft, welche zwar mit den die Bewegung vermittelnden Vorgängen jedenfalls höchstens in indirectem Zusammenhang steht, jedoch ein in vielfacher Hinsicht interessanter Prozess ist, der die Fortpflanzung einer Reaction von Zelle zu Zelle sehr schön demonstrirt[1]. Diese Ausfällung beginnt in der mechanisch oder chemisch gereizten Drüse und schreitet von dieser aus in dem Tentakel von Zelle zu Zelle abwärts. Man sieht dann ganz plötzlich den Inhalt der in die Reaction gezogenen Zelle durch feine ausgeschiedene Partikel getrübt, die sich mehr und mehr zu kugeligen Massen ballen. Diese bestehen wesentlich aus Eiweissstoffen und sind roth gefärbt, weil sie den im Zellsaft gelösten Farbstoff aufspeichern. Der ganze Vorgang verläuft im Zellsaft und das eine Wandschicht bildende Protoplasma setzt während dessen seine strömende Bewegung fort. Dieser Prozess spielt sich ungefähr gleichzeitig mit der beginnenden Einkrümmung ab, und erst während der Geradestreckung der Drüsenhaare werden die ausgeschiedenen Stoffe wieder aufgelöst, und zwar beginnt diese Auflösung mit den zuletzt ausgeschiedenen Massen, schreitet also von der Basis des Haares nach dessen Spitze hin fort.

Die Art und Weise aber, wie Reizbewegung und Zusammenballung im Zellsaft auf nicht direct gereizte Haare übermittelt wird, zeigt, dass es sich um zwei besondere Vorgänge handelt. Denn nach Darwin krümmen sich, wie oben mitgetheilt, die Drüsenhaare ohne Betheiligung des Köpfchens, indem eben der durch Leitung übermittelte auslösende Anstoss direct auf den bewegungsfähigen Basaltheil des Haares wirkt, während die Zusammenballung von den Drüsenköpfchen ausgeht. Es wird also in den Haaren ein Impuls hinaufgeschickt, der die Drüsenköpfchen zu Secretion anregt und zugleich veranlasst, dass von diesen aus nunmehr die Zusammenballung rückwärts fortschreitet. Nach diesen Erfahrungen scheint diese Ausscheidung im Zellsaft eher mit der Secretion der verdauend wirkenden Stoffe zusammenzuhängen und geht dann, wie diese, mit den Reizbewegungen Hand in Hand. Der Vorgang jener Ausscheidung aber ist einer Reflexbewegung zu vergleichen, da die Drüsenköpfchen die gereizten und den Reiz nach entgegengesetzter Richtung fortpflanzenden Organe sind. Ganz unterbleibt übrigens in den geköpften Drüsenhaaren nach Darwin (p. 219) die Zusammenballung nicht, ist indess viel schwächer, als in den mit Drüsenköpfchen versehenen Haaren, und hiernach scheint es, dass auch direct durch den von einem anderen Drüsenhaar ausgehenden Impuls, wenn auch langsamer und unvollständiger, jene Ausscheidung veranlasst wird. Bemerkenswerth und für fernere Beurtheilung der Reaction bedeutungsvoll ist, dass, wie ich zeigte, auch ohne irgend einen Reiz Ammoniumcarbonat die Ausscheidung verursacht und Essigsäure eine Wiederauflösung veranlassen kann.

Wurzeln. Sachs[2] fand, dass ein Anpressen der wachsenden Region der Wurzel

1) Näheres Ch. Darwin, l. c., p. 33, 220, 234, 250; Francis Darwin, Quarterly Journal of Microscopical Science 1876, new ser., Bd. 16, p. 309; Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 196. — Zusammenballungen durch chemische Einflüsse hat Ch. Darwin (p. 56 u. 319) auch für einige andere Pflanzen nachgewiesen.

2) Arbeit. d. Würzb. Instituts 1873, Bd. 1, p. 437.

eine Stütze in ähnlicher Weise, wie bei Ranken, eine nach der Stütze hin concave Einkrümmung bewirkt, die freilich zumeist nicht bis zur Umschlingung der Stütze führt. Ch. Darwin [1]) konnte solche Einkrümmungen auch erzielen, indem er an die in dieser Hinsicht empfindlicheren Wurzeln von Pisum sativum kleine Cartonstücke befestigte. Analoge Erfolge des Contactes scheinen häufiger zu sein, da vielleicht hierzu auch das Anschmiegen von Luftwurzeln, Wurzelhaaren, Pollenschläuchen u. s. w. zählt (vgl. dieses Buch Bd. II, p. 152 u. 231).

Die Eigenschaft der Wurzeln, durch eine Contactwirkung an der Spitze sich von dem berührenden Körper hinweg zu krümmen, wurde erst von Ch. Darwin entdeckt [2]). Nach diesem ist die Empfindlichkeit auf die Spitze der Haupt- und Nebenwurzeln in einer Längenausdehnung von 1—$1\frac{1}{2}$ mm beschränkt (Fig. 30). An den Keimwurzeln von Vicia faba, Pisum sativum, Quercus robur, Zea mais kamen mehr oder weniger weitgehende Krümmungen zu Wege, wenn mittelst Gummischleim kleine Cartonstücke an die Spitze der im dampfgesättigten Raum gehaltenen Wurzel geklebt wurden. Uebrigens bleibt die Empfindlichkeit hinter der der stark reizbaren Ranken oder der Drüsenköpfchen von Drosera zurück, und bei Vicia faba brachten Borstenstücke von $\frac{1}{200}$ Gran Gewicht nicht in allen Fällen einen Erfolg zu Stande. Die Keimwurzeln von Aesculus hippocastanum reagirten gegen die an ihre Spitze gehängten Cartonstückchen nicht, krümmten sich aber nach einseitiger Aetzung der Spitze mit Höllenstein. Uebrigens mag wohl auch ein verstärkter Contact auf die Spitze von Aesculus wirksam sein.

Die Krümmung erfolgt an den sensitiven Wurzeln 6—8, sicher 24 Stunden nach Beginn des Reizes. Häufig schreitet die Krümmung so weit, dass die zuvor vertical gestellte Wurzel horizontal gerichtet ist, und zuweilen geht die Aufwärtswendung noch weiter. Nach einiger Zeit pflegt die Krümmung wieder theilweise ausgeglichen zu werden, indem offenbar das Würzelchen, ähnlich wie Ranken, Drüsenhaare von Drosera, an den fortdauernden Contact gewöhnt wird. Wird auf die eine Seite der Wurzelspitze ein Stückchen aus dünnerem, auf die entgegengesetzte Seite aus dickerem Papier geklebt, so krümmt sich die Wurzelspitze von diesem hinweg, das also einen stärkeren Reiz ausübt.

Die Bedeutung dieser Empfindlichkeit für das Eindringen in den Boden wird späterhin angedeutet werden. Auch wird dann mitgetheilt werden, dass die durch Schwerkraft und Wasserdampf erzielten Krümmungen der Wurzel durch die Reactionsfähigkeit der Spitze vermittelt werden (vgl. II, § 72 u. 73).

Chemische Reize.

§ 54. Wir nehmen hier keine Rücksicht auf die durch schädlichen oder tödtlichen Einfluss einzelner Agentien erzielten Bewegungen, sondern halten uns allein an die durch spezifisch chemische Wirkung ausgelösten Reizbewegungen. Solche (Resorptionsbewegungen) kommen einem Theil der fleischverdauenden Phanerogamen zu, und auf diese wirken Eiweissstoffe, aber auch viele andere stickstofffreie und stickstoffhaltige Körper als Reize.

Zumeist sind dieselben Organe gleichzeitig gegen chemische und mechanische Reize empfindlich, doch sind u. a. für Ranken keine auffallenden, durch chemische Agentien angeregten Bewegungen bekannt, und nach Morren [3]) führt das Blatt von Drosera binata auffällige Resorptionsbewegungen aus, während dasselbe gegen Stoss und Contact nicht empfindlich ist, auch ist das Blatt von Dionaea muscipula durch Eiweissstoffe noch in Bewegung zu setzen, wenn es gegen Stoss nur noch wenig reagirt [4]). Wie in andern Fällen, zeigen sich auch

1) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 132. — 2) L. c., p. 109—171.

3) Note sur le Drosera binata 1875, p. 11, Separatabz. aus Bullet. d. l'Acad. royale d. Belgique, II sér., Bd. 40.

4) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 270.

hier Organe gegen verschiedene äussere Agentien in spezifisch differenter Weise empfindlich, und die Resorptionsbewegungen müssen, mit Rücksicht auf den äussern Anstoss, von den durch mechanische Wirkungen erzielten Reizbewegungen getrennt gehalten werden, mit denen sie in manchen Fällen viel Aehnlichkeit besitzen, in andern aber auch hinsichtlich des Verlaufs sich auffällig unterscheiden [1]).

Während die Schliessungsbewegungen am Blatte von Drosera (rotundifolia, anglica, intermedia) und Pinguicula (vulgaris u. a.) ungefähr gleich schnell in Folge chemischer und mechanischer Reize ausgeführt werden, veranlassen letztere ein plötzliches Zusammenschlagen der Blattlappen von Dionaea muscipula, die, durch Fleisch gereizt, oft 24 Stunden zum Schliessen brauchen [2]). Allgemein pflegen die durch Fleischstückchen gereizten Blätter länger geschlossen zu bleiben, als die durch Stoss oder mechanische Wirkung in Bewegung gesetzten. Die Differenz ist für Drosera (vgl. p. 248) und auch Dionaea erheblich, dagegen geringer für Pinguicula vulgaris, deren Blätter nach Reizung durch Fleischstückchen meist nach 24 Stunden, nach Reizung durch Glasstückchen nach etwa 16 Stunden wieder ausgebreitet sind [3]). Bei Dionaea macht sich ein Unterschied auch darin bemerklich, dass die durch mechanischen Reiz geschlossenen Blattlappen einen concaven Raum umschliessen, bei chemischem Reiz aber mit ansehnlicher Gewalt ihre inneren Blattflächen gegeneinander pressen [4]).

Soweit sich aus den früher mitgetheilten Beobachtungen ersehen lässt, scheinen in den durch mechanische und chemische Reize veranlassten Bewegungen Dehnung und Wachsthum in analoger Weise betheiligt zu sein, und es kann ja hinsichtlich der durch verschiedene Reize ausgelösten Bewegungen eine noch weitergehende Uebereinstimmung des ausführenden Zellmechanismus selbst dann bestehen, wenn der zeitliche Verlauf erheblichere Unterschiede aufweist.

Mit dem die Bewegung vermittelnden Zellenmechanismus stehen, wie schon gelegentlich angedeutet wurde (p. 248), Secretion seitens der Blätter und gewisse Ausscheidungen im Innern der Zellen augenscheinlich nicht in einem directen und nothwendigen Zusammenhang. Es ist dieses auch daraus zu folgern, dass durch chemische Reize wohl immer Aggregation (im Zellsaft) und Secretion verursacht oder vermehrt wird (vgl. I, § 47), jedoch auf diese Vorgänge

---

1) Darwin (l. c.) erkannte zuerst die Resorptionsbewegungen als durch spezifisch chemische Reize erzielte Vorgänge. Das längere Geschlossenbleiben über Insekten war freilich schon früher beobachtet, indess nicht erklärt oder auf die Fortwirkung des mechanischen Reizes geschoben worden. Letztere Erklärung gab u. a. auch Oudemans (Bot. Ztg. 18.., p. 163) für Dionaea.

2) Darwin, l. c., p. 269. — Der Bewegungsgang während einer Resorptionsbewegung ist näher verfolgt von Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 2.. — Während der Resorptionsbewegung besteht im Blatte von Dionaea nur geringe oder keine Empfindlichkeit gegen mechanische Reizung. Darwin, l. c., 1867, p. 281; Munk, Die elektr. u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 99.

3) Darwin, l. c., p. 340. — Weitere Lit. über Pinguicula: Morren, Observat. sur l. procédés insecticides des Pinguicula, 1875, Separatabz. aus Belgique horticole; Batalin, Flora 1877, p. 152; Klein, Beiträge zur Biologie von Cohn 1880, Bd. III, Heft 2, p. 163.

4) Darwin, l. c., p. 278; Batalin, Flora 1877, p. 134.

nicht in allen Fällen mechanische Reize Einfluss haben, und Secretion auch ohne Bewegungsvorgänge durch chemische Agentien beeinflusst wird. Das ist u. a. der Fall in der sich nicht bewegenden Kanne von Nepenthes, aber auch im Blatte von Pinguicula ruft Ammoniumcarbonat Secretion seitens der Drüsenhaare, aber keine Bewegung hervor, während diese durch mechanische Reize ohne Secretion eintritt[1]. Letzteres ist auch bei Dionaea der Fall, deren secernirende Drüsenhaare zudem gegen Stösse kaum reagiren[2]. Es entspringt also offenbar gleichzeitigen, durch den mechanischen Eingriff ausgelösten Vorgängen, dass bei Drosera mit der Bewegung der Drüsenhaare auch die Secretion der Drüsen vermehrt wird und Ausscheidung im Zellsaft stattfindet.

Als Reizmittel wirken auf die insectenfressenden Pflanzen alle Eiweissstoffe und Ammoniaksalze, übrigens viele andere, jedoch nicht sämmtliche stickstoffhaltigen Körper, da z. B. manche Alkaloide sich in Darwin's Versuchen mit Drosera rotundifolia indifferent erwiesen. Von manchen Stoffen bedarf es zur Reizung ungemein geringer Mengen, und von dem wirksamsten aller untersuchten Körper, dem Ammoniumphosphat, genügte es, ein 0,000423 mgr enthaltendes Tröpfchen einer Lösung dieses Salzes an ein Drüsenköpfchen von Drosera zu bringen, um eine Bewegung zu bewirken. Solche wurde bei gleichem Vorgehen bewirkt durch 0,0025 mgr Ammoniumnitrat und 0,0675 mgr Ammoniumcarbonat[3]. Letzteres Salz ruft indess Ausscheidung im Zellsaft leichter als jedes andere Ammoniaksalz hervor, und so werden auch durch dieses ungleiche Verhalten Bewegung und Ausscheidung im Tentakel von Drosera als besondere Vorgänge charakterisirt. Weiteres über die Bedeutung verschiedener Stoffe als Reizmittel, über die Differenzen, die sich bei Anwendung auf verschiedene Pflanzen ergeben u. s. w., muss in Darwin's Werk nachgesehen werden. Bemerkt sei hier noch, dass auch Phosphate im Allgemeinen wirksame Reizmittel sind, auf Drosera auch Campher und einige ätherische Oele als Reiz wirken, übrigens in vielen Fällen der Erfolg in Darwin's Experimenten wohl von einer schädlichen oder tödtlichen Wirkung begleitet, resp. verursacht war.

Fortleitung der Reize.

§ 55. Vermöge der Wechselwirkung der aufbauenden Theile des Pflanzenkörpers werden, wie in andern Vorgängen, so auch in den Reizbewegungen direct von dem äusseren Agens nicht betroffene Partien in Mitleidenschaft gezogen. In auffallender Weise ist dieses der Fall bei Drosera, deren Drüsenköpfchen allein sensitiv ist, und bei Wurzeln, deren nicht activ sich bewegende Spitze gegen Contact, Schwerkraft und Wasserdampf sensitiv ist und, entsprechend afficirt, Bewegungen in der rückwärts liegenden, wachsenden Zone veranlasst. Ein Einschneiden in den Stengel ruft ferner bei Mimosa eine Reizung in den mehr oder weniger entfernten Gelenken hervor, doch weicht dieser Vorgang von den zuerst genannten Fällen hinsichtlich der mechanischen Uebermittlung des Reizes und darin ab, dass die Gelenke selbst gleichfalls direct reizbar sind und ihre Reizung durch bewegungslose Blattstiele und Stengeltheile auf andere Gelenke übertragen wird.

Eine gewisse Fortpflanzung des Reizes innerhalb der sich bewegenden Organe fehlt übrigens wohl in keinem Falle. Denn einer solchen bedarf es ja,

1) Darwin, l. c., p. 340.

2) Darwin, l. c., p. 263 u. 267. Die Ausscheidungen im Zellsaft erfolgen hier nur nach chemischen Reizen.

3) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 245.

damit bei Berührung an nur einem Punkte z. B. das ganze Gelenk von Mimosa, der ganze Staubfaden von Centaurea, beide Blattflügel von Dionaea in Action gesetzt werden, und bei Ranken erstreckt sich die Einkrümmung auch auf Zonen, die direct nicht mit einer Stütze in Contact kommen. In der schraubigen Aufrollung des zwischen Stütze und Stengel frei ausgespannten Theils der Ranke haben wir ferner ein Beispiel von Fortpflanzung des Reizes auf nicht berührte Partien kennen gelernt. Es mag noch daran erinnert werden, dass bei Drosera von einem gereizten Drüsenköpfchen aus sämmtliche Drüsenhaare eines Blattes in Bewegung gesetzt werden können.

Obige Beispiele genügen, um verschiedene Formen der Reizübermittlung und Reizfortpflanzung zu demonstriren. Im Allgemeinen beschränkt sich also die Bewegung auf die gereizten Organe oder wird von diesen aus durch selbst nicht bewegungsfähige Zonen fortgepflanzt, ferner kann der bewegungsfähige Theil selbst gegen ein äusseres Agens receptiv sein, oder reagirt auf gewisse äussere Eingriffe nur, indem ihm von den sensitiven Partien aus ein Impuls übermittelt wird. Wie hierbei hinsichtlich der Ausscheidungen im Zellsaft der Drüsenhaare von Drosera ein Reflexvorgang sich abspielt, wurde schon mitgetheilt (II, § 54).

In welcher Weise die Impulse fortgepflanzt werden, durch welche z. B. von der sensitiven Wurzelspitze aus eine bestimmt orientirte Krümmung veranlasst wird, ist noch völlig unbekannt. Voraussichtlich werden in derartigen Fällen alle betheiligten Zellen durch jene Impulse in Action gesetzt, und auch in andern Fällen, wie z. B. in Ranken, mögen Uebermittlungen besonderer Art die Fortpflanzung des Reizes über die Contactstelle hinaus besorgen helfen. Denn zur Erklärung dieses und mancher anderer Phänomene reicht schwerlich die von den direct berührten und hierdurch in Bewegung gesetzten Zonen ausgehende mechanische Zerrung aus, welche freilich in anderen Fällen, wie im Gelenk von Mimosa, in den Staubfäden der Cynareen, genügend erscheint, um den Reiz in dem ganzen Organ zu verbreiten. Die weitere Fortpflanzung des Reizes kommt bei Mimosa pudica nachweislich durch eine im Gefässbündel erregte Wasserbewegung zu Stande, eine solche kann aber gewiss nicht z. B. den von der durch Contact oder Schwerkraft afficirten Wurzelspitze ausgehenden Reiz übermitteln. Offenbar müssen in diesen und andern Fällen ganz besondere Impulse von Zelle zu Zelle fortgepflanzt werden. Eine schöne Demonstration für die Fortpflanzung eines Reizes, freilich nicht eines Bewegungsreizes, bieten die Drüsenhaare von Drosera, in denen offenbar durch Uebertritt eines materiellen Stoffes die Ausfällung von Zelle zu Zelle fortschreitet (II, § 54).

Mimosa pudica. Wird in recht reizbaren Individuen dieser Pflanze z. B. ein Endblättchen durch Berührung oder Verletzung gereizt, so schreitet das Zusammenschlagen der Blättchen basipetal, dann in den andern Fiederstrahlen basifugal fort, früher oder später wird auch in den secundären und primären Gelenken Bewegung ausgelöst, die sich günstigen Falles auf alle Blätter einer Pflanze verbreiten kann (vgl. Fig. 29, p. 236). Wie Dutrochet[1]) nachwies, wird dieser Reiz in den Gefässbündeln fortgeleitet, und auch die Annahme dieses Forschers, eine Wasserbewegung diene zur Uebermittlung, hat sich als richtig erwiesen. Denn wenn auch Dutrochet's Untersuchungen die Möglichkeit nicht aus-

---

1) Recherch. anatomiqu. et physiologiqu. 1824, p. 69, u. Mémoir. pour servir à l'histoire des végétaux, Brüssel, 1837, p. 272.

schlossen, dass im Blattstiel und Stengel Verbindungsstränge reizbarer Zellen bestehen, so ergab sich doch deren Fehlen aus meinen [1]) hierauf gerichteten Untersuchungen. Es pflanzte sich nämlich ein Reiz auch über eine aetherisirte Zone des Blattstiels fort, obgleich durch Aether die Reizbarkeit sistirt wird. In dem so unempfindlich gemachten Gelenke bewirkt zwar keine Berührung oder Verletzung des Parenchyms, wohl aber ein Einstechen bis in das Gefässbündel, dass in anderen reizbar gebliebenen Blättchen und Blättern eine Bewegung ausgelöst wird, so wie dieses auch geschieht, wenn im Blattstiel, im Stengel oder in den Blättchen eine Verletzung des Gefässbündels herbeigeführt wird. Es schiesst dann an turgescenten Pflanzen, und diese allein sind auf letztere Weise reizbar [2]), ein Wassertröpfchen hervor, und bald darauf erfolgt die Bewegung in den Gelenken näher und ferner gelegener Blätter und Blättchen. Ein Einschneiden oder Einstechen in das Parenchymgewebe des Stengels oder der Blättchen erzeugt keine Reizung, aber es schiesst hierbei auch kein Wassertröpfchen hervor.

Weiter hat auch Dutrochet durch entsprechende Unterbrechungen der Gewebe gezeigt, dass nur dann ein Reiz über die operirte Stelle geführt wird, wenn die Continuität des Gefässbündels nicht unterbrochen ist. Es ist dieses eine Folge davon, dass nur die Elemente des Gefässbündels schnell und weit eine Wasserbewegung fortpflanzen, die auf das reizbare Parenchym der Gelenke als mechanischer Reiz wirken muss. Das wird aber nur durch plötzliche Veränderungen der Wasserbewegung erreicht, denn die während der Transpiration ansehnliche Wasserbewegung in dem Gefässbündel reizt die Blätter nicht. Als Reiz wirkende Schwankungen treten aber ein, wenn in Folge des Einschneidens ein Wassertröpfchen hervorquillt, oder das gereizte Gelenk etwas Wasser in das Gefässbündel presst (vgl. II, § 52), und auf offenbar gleiche Ursachen führt sich die Reizung zurück, welche an empfindlichen Objecten öfters dann eintritt, wenn durch Entfernung der überdeckenden Glocke die Transpiration plötzlich gesteigert wurde.

Die Gründe, warum der Reiz nicht überall gleich schnell und in bestimmten Richtungen bevorzugt fortgepflanzt wird, sind in meiner citirten Arbeit zu finden. Die Schnelligkeit der Fortpflanzung ist selbst an sehr reizbaren Objecten recht verschieden. Hier sei nur erwähnt, dass Dutrochet [3]) und Bert [4]) eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 2—15mm pro Secunde fanden.

Eine derartige Reizfortpflanzung geht den Staubfäden von Berberis und Cynareen ab, denn die Bewegung bleibt hier auf den unmittelbar gereizten Staubfaden beschränkt, und ein Zerschneiden der Corollenröhre dicht an der Insertion der Staubgefässe wirkt auf diese nicht als Reiz. Aehnlich verhält es sich auch mit den Narben von Mimulus und den Gelenken von Oxalis acetosella [5]). Dagegen werden nach Darwin [6]) Bewegungen in den Gelenken der Cotyledonen von Oxalis sensitiva und einiger Cassia-Arten durch Reiben der Lamina ausgelöst. Ob dieses durch erzielte Wasserbewegung geschieht, bleibt zu untersuchen.

Im Blatte von Drosera pflanzt sich der Reiz, wie Darwin [7]) feststellte, nicht gleich leicht in jeder Richtung fort. Insbesondere leitet die Lamina schneller in longitudinaler als transversaler Richtung, und nach Reizung randständiger Tentakeln rückt der Reiz nach Innen vor, ergreift indess die seitlich benachbarten randständigen Drüsenhaare öfters gar nicht. Die Beugung letzterer erfolgt dann erst, nachdem durch die Einkrümmung des randständigen Drüsenhaares das zur Reizung verwandte Fleischstückchen in Contact mit den Drüsen der Blattmitte gebracht ist, von denen nunmehr ein centrifugal fortschreitender Impuls ausgeht. Die Gründe für solches Verhalten sind noch nicht völlig aufgedeckt. Ohne eine

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 308.

2) Vgl. Meyen, Physiologie 1839, Bd. 3, p. 518. 3) L. c., p. 80.

4) Mémoir. d. l'Acad. d. Bordeaux 1870, Bd. 8, p. 47.

5) Pfeffer, l. c., p. 317. — Entsprechende Beobachtungen an Oxalis machte schon Cohn, Verhandl. d. schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1859, p. 56. — Nach Heckel (Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702) soll sich bei einigen Pflanzen der Reiz von einem zum andern Narbenlappen fortpflanzen.

6) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 105.

7) Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 213 u. 224.

nähere Discussion dieses Gegenstandes sei hier nur erwähnt, dass nach den Experim Darwin's jedenfalls das Blattparenchym einen Reiz zu übermitteln vermag, jedoch viell wie Batalin[1]) folgert, die Gefässbündel oder die diese begleitenden Zellenzüge eine b Leitungsbahn sind. Dabei dürfte die Leitung im Parenchym parallel der Längsstre der Zellen gefördert sein, da in dieser Richtung trennende Scheidewände seltener entg treten. Vielleicht kommen ähnliche Verhältnisse im Blatte von Dionaea in Betracht. dieses und über Aldrovanda sind die Beobachtungen von Darwin (l. c., p. 284) und B (l. c., p. 146) nachzusehen.

Ueber Abhängigkeit der Reizbarkeit von äusseren Verhältnissen vgl. II, § 59.

Abschnitt IV. Nyctitropische Bewegungen.

Mechanik der täglichen Bewegungen.

§ 56. Die Laub- und Blüthenblätter vieler Pflanzen erfahren täglich Stellu änderungen, die, weil sie eben von dem täglichen Wechsel äusserer Bedin gen abhängen, tägliche periodische Bewegungen, Schlafbewegungen oder Ch. Darwin nyctitropische Bewegungen genannt werden. Die meisten auf gen Bewegungen dieser Art werden wesentlich durch den Lichtwechsel be und bilden sich demgemäss auch aus, wenn Temperatur und Wassergehalt Pflanze constant gehalten werden. Zunächst sollen denn auch hier die d Lichtwechsel erzielten Bewegungen ins Auge gefasst und die durch Varia der Temperatur und des Wassergehalts erzielten Bewegungen erst weiter besprochen werden.

Diese täglichen Bewegungen zielen meist dahin, Laubblätter während der N in eine der Verticalen genäherte Stellung zu bringen oder Blätter, resp. Blätte aneinander zu pressen (Fig. 31)[2]). Ebenso führen die Bewegungen der Blüt am Abend meist eine Schliessung durch gegenseitige Annäherung der Perig zipfel oder in dem Köpfchen der Compositen der einzelnen Blüthen herbei. allen Blüthen, ebenso bei allen Blättern, denen Gelenke fehlen, kommen Bewegungen durch entsprechendes Wachsthum zu Stande, welches in d Blattstiel, in der Lamina oder in beiden gleichzeitig ausgeführt wird. In Gelenken dagegen spielen sich Variationsbewegungen ab, und keinem mit G lenk versehenen Blatt scheinen tägliche Bewegungen abzugehen. Diese beg nen der Regel nach schon in dem eben entfalteten Blatte, dessen erste Bew gungen von einem gewissen Wachsthum in dem sich einkrümmenden Gele begleitet sein können, und dauern der Regel nach fort, so lange das Blatt Leben ist[3]). Die Wachsthumsbewegungen dagegen, an deren Ausführung Regel nach eine relativ längere Zone betheiligt ist, erlöschen naturgemäss dem Wachsen der Blattorgane und werden deshalb nur begrenztere Zeit, z weilen nur einige Tage, zuweilen auch einige Wochen, fortgesetzt. Währ des Wachsthums fehlen vielleicht keinem Blatte die täglichen Bewegungen g

1) Flora 1877, p. 66. — Vgl. auch Ziegler, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 1417.

2) Die Blätter von Mimosa pudica nehmen Abends eine habituell der Reizstellung chende, also durch Fig. 29, p. 236, repräsentirte Schlafstellung ein.

3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 5.

und gar, sind indess bei manchen Pflanzen zu gering, um ohne besondere Messungen wahrgenommen werden zu können.

In den Gelenken nimmt am Abend, und ebenso nach einer Verdunklung zur beliebigen Tageszeit, die Expansionskraft in dem ganzen das centrale Gefässbündel umgebenden parenchymatischen Gewebe zu[1]); indem aber diese Zunahme in einer Gelenkhälfte schneller verläuft, erfolgt eine entsprechende



Fig. 31. Desmodium gyrans. *A* Stamm während des Tages: *B* mit schlafenden Blättern. Nach Photographien verkleinert (nach Darwin).

Krümmung im Gelenke, die weiterhin durch den Expansionszuwachs in der comprimirten Gelenkhälfte wieder ausgeglichen wird, so dass immer nach gewisser Zeit eine rückgängige Bewegung eintritt. Ebenso wird bei Erhellung eines verdunkelten Blattes ein Hin- und Hergang, jedoch natürlich in gerade umgekehrter Richtung erzielt. Nach einem solchen Hin- und Hergang verharrt freilich das Blatt bei Constanz der Beleuchtung nicht in stabiler Gleichgewichtslage, sondern führt nun Oscillationen aus, die aus autonomen und den weiterhin zu besprechenden Nachwirkungsbewegungen entspringen. In autonomen und Nachwirkungs-Bewegungen ändert sich in den antagonistischen Gelenkhälften die Expansionskraft in gerade entgegengesetztem Sinne, so dass diese in der comprimirt werdenden Gelenkhälfte abnimmt, während sie in der sich verlängernden Gelenkhälfte zunimmt.

Der eben gekennzeichnete Mechanismus ist mit aller Sicherheit aus der Biegungsfestigkeit der Gelenke und den Erfahrungen an einseitig operirten Gelenken zu erschliessen[2]). Es wird nämlich, gleichviel welche der beiden antagonistischen Gelenkhälften entfernt ist, durch eine Verdunklung, und ebenso am Abend eine Verlängerung des bezüglichen activen Gewebes angestrebt, wie die

1) Vgl. Fig. 19, p. 181.
2) Pfeffer, l. c., p. 8. — Historisches über die einseitigen Operationen ebenda, p. 6.

entsprechende Hebung oder Senkung des Blattes anzeigt, und umgekehrt, wie Verdunklung wirkt eine Erhellung gleichsinnig auf jede isolirte Hälfte des Gelenkes. Die Einkrümmung dieses wird also durch relativ schnelleren Zuwachs (resp. Abnahme) der Expansionskraft erzielt und bei gleich schneller Zunahme dieser kommt natürlich eine Bewegung nicht zu Stande. Deshalb unterbleibt auch eine seitliche Bewegung eines im Wesentlichen sich senkenden und hebenden Blattes, denn nach Hinwegnahme einer der Gelenkflanken ergibt sich thatsächlich ein Expansionszuwachs als Folge einer Verdunklung auch in diesem Gewebe, wie ich u. a. an Phaseolus vulgaris, Hedysarum gyrans, Oxalis acetosella fand. Aus der Stellungsänderung kann also durchaus nicht auf den Wechsel der Spannungsintensität in den Gelenken geschlossen werden, wie es irrigerweise von Millardet[1]) geschah.

Im Dunkeln gehalten, ergeben die für die Expansionsänderung construirten Curven als Folge der Nachwirkung einen gerade entgegengesetzten Gang für die beiden antagonistischen Gelenkhälften. Denn am einseitig operirten Gelenke von Phaseolus verliert des Abends die untere, im intacten Gelenke comprimirt werdende Gelenkhälfte an Expansionskraft, während diese zu gleicher Zeit in einer von dem Gegenpart befreiten oberen Gelenkhälfte zunimmt, so dass in beiden Fällen an dem operirten Blatte eine abendliche Senkung zu Stande kommt[2]). Diese Nachwirkungsbestrebungen werden eben von der paratonischen Wirkung des Lichtes überwogen, und deshalb hebt sich in Folge zunehmender Expansionsintensität bei plötzlicher Verdunklung ein Blatt der Bohne, an dessen Blattgelenk die obere Hälfte weggeschnitten ist. Aus der im Dunkeln constant bleibenden Biegungsfestigkeit ergibt sich ferner, wie schon gelegentlich der autonomen Bewegungen mitgetheilt ist (II, § 45), dass die unter constanten äusseren Bedingungen fortdauernden Bewegungen auf gerade entgegengesetzten Spannungsänderungen in den antagonistischen Gelenkhälften beruhen. Denn die Kraft, mit der diese Bewegungen angestrebt werden, ist nachweislich gross genug, um, falls solche entgegengesetzte Variationen der Expansionsintensität nicht beständen, in der Zunahme der nach Brücke's Methode gemessenen Biegungsfestigkeit[3]) bemerklich zu werden. Diese blieb an verschiedenen Pflanzen Tage lang im Dunkeln, trotz ansehnlicher Bewegungen constant, während dieselbe an den aus hellem diffusen Licht ins Dunkle gebrachten Pflanzen erheblich zunahm. In einem Versuch mit dem Endblatt von Trifolium pratense entsprach z. B. die bei aufrechter und umgekehrter Stellung der Pflanze beobachtete, durch das statische Moment des Blattes erzielte Abbiegung am Licht 22 bis 25 Grad, stieg aber nach mehrstündigem Aufenthalt im Dunkeln auf 10 bis 11 Grad und hielt sich in den folgenden 3 Tagen auf dieser Höhe. Auch für die Blattgelenke von Hedysarum gyrans, Mimosa pudica, Phaseolus vulgaris u. a. war die am Tage gemessene Winkeldifferenz $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ mal so gross als im Dunkeln[4]).

An Stelle der wieder rückgängig werdenden Dimensionsänderungen tritt Wachsthum in den durch wachsende Organe ausgeführten täglichen und Nachwirkungsbewegungen. Während durch relativ beschleunigtes Wachsthum der

---

1) Vgl. Pfeffer, l. c., p. 169. 2) Pfeffer, l. c., p. 83.
3) Vgl. II, p. 184. 4) Pfeffer, l. c., p. 88.

einen Gewebecomplexes Bewegung erzeugt wird, verlängert sich die Aussenflanke des antagonistischen Gewebes entweder nicht oder nur wenig, oder es tritt sogar eine Verkürzung ein. Das beschleunigte Wachsthum dieser Hälfte beginnt alsdann mit der bald sich einstellenden rückgängigen Bewegung, während welcher die zuvor beschleunigt gewachsene Hälfte (auf der Aussenfläche gemessen) ihre Länge nicht oder nicht wesentlich verändert. Mit einer abendlichen Bewegung wird aber das mittlere Wachsthum in der Beugungszone der Laubblätter und Blüthen beschleunigt, denn diese hat nach Rückkehr in die Ausgangslage erheblicher an Länge zugenommen, als es ohne Bewegung der Fall gewesen sein würde, gleichviel ob die Blätter in constanter Beleuchtung oder im Dunkeln, in welchem die Wachsthumsschnelligkeit ansehnlicher ist, gehalten worden wären.

Diese mittlere Wachsthumsbeschleunigung, die auch im Dunkeln erfolgende rückgängige Bewegung und ebenso die Analogie mit Gelenken lassen schon keinen Zweifel, dass die antagonistischen Gewebe auch hier durch einen Helligkeitswechsel gleichsinnig, nur ungleich schnell afficirt werden. Leicht begreift man auch, warum während der Beugung die eine Hälfte nicht wächst. Denn eine Compression dieser wird ja mit der Einkrümmung so gut wie in den Gelenken angestrebt, und eine Verkürzung erfolgt eben dann, wenn die vom Gefässbündel und anderen passiven Geweben ausgehenden Widerstände ausreichend sind, während, sofern diese dem Wachsthum genügend folgen, sogar eine Verlängerung der concav werdenden Hälfte eintreten kann, wie ich das u. a. bei der abendlichen Hebung jüngerer Blätter von Nicotiana rustica immer beobachtete, während z. B. die jugendlichen, aber noch wachsenden Gelenke von Portulaca oleracea eine erhebliche Verkürzung der in der Bewegung jeweilig comprimirt werdenden Hälfte ergaben[1]. Weil aber mit dem Wachsthum die in Gelenken vermehrte Spannung ausgeglichen wird, ändert sich mit einer Wachsthumsbewegung die Biegungsfestigkeit nicht merklich, und einseitige Operationen vermögen an wachsenden Objecten aus verschiedenen Gründen über die Expansionsänderungen nicht so leicht wie an Gelenken Aufschluss zu geben[2].

Der Schlafbewegung der Blätter einzelner Pflanzen wird zwar schon durch Plinius, Albertus Magnus u. s. w. Erwähnung gethan, aber erst durch Linné wurde die grössere Verbreitung nyctitropischer Bewegungen an Blättern und Blüthen bekannt[3]. Dassen[4] machte wohl zuerst auf den Unterschied der Bewegungen mit und ohne Gelenke aufmerksam, ohne indess irgendwie die Differenz in der mechanischen Vermittlung zu erkennen. Dass bei Mangel an Gelenken Wachsthumsdifferenzen die Krümmungen erzielen, wurde dann von mir[5] für Blüthen, weiterhin auch für Laubblätter von Batalin[6] festgestellt, der indess irrigerweise Wachsthum auch in den Gelenkbewegungen mitwirken liess. Der wahre Sachverhalt wurde dann von mir[7] dargelegt.

Der Ansicht Dutrochet's, die Gelenkbewegungen kämen durch gleichzeitige entgegengesetzte Aenderungen der Expansionskraft in den antagonistischen Gelenkhälften zu Stande, schlossen sich mehr oder weniger Dassen, Brücke, Sachs an, während die gleichsinnige

1) Pfeffer, l. c., p. 5 u. 29. 2) Pfeffer, l. c., p. 22 u. 91.
3) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 163.
4) Tijdschrift vor Naturligke Geschiedenis en Physiologie 1837—38, IV, p. 127.
5) Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 161.
6) Tageblatt d. Naturforscher-Versammlung in Wiesbaden 1873, p. 131; Flora 1873, p. 450. 7) Period. Bewegungen 1875, p. 3.

Aenderung der Expansion von Millardet, jedoch auf Grund unrichtig interpretirter Experimente, und von Bert vertreten wurde[1]. Dass letzteres für alle paratonischen Lichtwirkungen richtig ist, jedoch nicht für die Nachwirkungsbewegungen gilt, ist auf Grund meiner Untersuchungen schon mitgetheilt.

Um an Gelenken, deren eine antagonistische Hälfte entfernt war, den Bewegungsgang und (wie auch an nicht operirten Gelenken) die Kraft, mit der die Bewegung angestrebt wird, zu bestimmen, wandte ich ein im Wesentlichen nach dem Princip der Briefwage construirtes Instrument an, das mit steigender Ausbiegung einen vermehrten Gegendruck auf die angekuppelten Blätter ausübte. Näheres wolle man in meinen Periodischen Bewegungen, p. 9, nachsehen.

Zuwachse bestimmte ich durch mikrometrische Messungen an Marken, die auf Oberseite oder Unterseite in der Bewegungszone aufgesetzt waren. Indem ich auch hier hinsichtlich der Methode und der Resultate auf meine Arbeit verweise, beschränke ich mich auf einige wenige Mittheilungen. Während Blätter von Impatiens noli tangere im diffusen Tageslicht keine Bewegungen ausführten, wurde z. B. die Distanz zweier Marken auf der Oberseite um 8 Uhr Morgens 160,5 Theilstriche des Mikrometers (1 Strich = 0,00813 mm) gefunden, und hatte sich bis 10 Uhr Morgens auf 161 Theilstriche vergrössert (l. c., p. 16). Nun wurde verdunkelt, und auf der Oberseite des gesenkten Blattes waren schon um 10¾ Uhr die Marken 166 Striche von einander entfernt. Die Pflanze kam dann wieder ans Licht, und nachdem die Erhebung des Blattes vollendet war, betrug die Distanz der Marken 165,5 Striche. Während dieser Hebung nimmt aber, wie in anderen Versuchen sich ergab, die Unterseite der Bewegungszone erheblich an Länge zu. Aus den obigen Zahlen ersieht man zugleich, wie ansehnlich durch eine Verdunklung das mittlere Wachsthum beschleunigt wird. Denn ohne Bewegung waren die Marken in 2 Stunden nur um 0,5 Strich auseinander gerückt, dagegen hatten sich dieselben um 4,5 Strich von einander entfernt, nachdem während 2 Stunden das verdunkelte und wieder erhellte Blatt auf die Ausgangslage zurückgekehrt war. Auch dann ist diese Beschleunigung noch sehr ansehnlich, wenn das mit einer Bewegung verknüpfte Wachsthum mit dem Zuwachs bewegungsloser, im Dunkeln gehaltener Blätter oder Blüthen verglichen wird.

Ferner sind im Folgenden die aus den Messungen an 3 Blüthen von Leontodon hastilis (l. c., p. 27) berechneten stündlichen procentischen Zuwachswerthe mitgetheilt. In diesen Versuchen befanden sich Marken zugleich auf Aussen- und Innenseite der Corollenröhre. Durch Krümmung in dieser werden die Nachts geschlossenen Blüthenköpfchen am Tage geöffnet, und die in der Nacht mehr oder weniger vertical gestellte Lamina nähert sich hierbei einer horizontalen Lage. Aus der Tabelle ersieht man, wie am ersten Tage zwischen 11½ Uhr Vormittags und 10½ Uhr Nachts, also während die Blüthenköpfchen sich schliessen, die Aussenseite der Corollenröhre gefördert wuchs. Während der schon im Dunkeln theilweise ausgeführten Oeffnungsbewegungen ist aber dann bis 6 Uhr Morgens das Wachsthum der Innenseite gefördert, ebenso während durch Erhellung zwischen 6 und 8¾ Uhr Morgens die Oeffnungsbewegung beschleunigt wird. Dann wächst wieder, entsprechend partieller Schliessung der Köpfchen, die Aussenseite der Corollenröhre bis 4 Uhr Nachmittags am ansehnlichsten. (In den Zeitangaben ist die zur Ausführung der Messung nöthige halbe Stunde abgerundet.)

Stündlicher Zuwachs in Procenten.

		Beleuchtet	Dunkel	Beleuchtet	
		11½ Uhr Morgs. bis 10½ U. Abds.	10½ Uhr Abds. bis 6 Uhr Morgs.	6 Uhr Morgs. bis 8¾ Uhr Morgs.	8¾ Uhr Morgs. bis 4 Uhr Nachm.
Versuch 1	Innenseite	1,47	0,17	0,46	2,37
	Aussenseite	0,43	1,47	3,60	0,97
Versuch 2	Innenseite	0,47	0	0,15	2,17
	Aussenseite	0,13	1,33	4,32	0,77
Versuch 3	Innenseite	?	0	0	1,54
	Aussenseite	0	1,65	3,84	0,13

1) Vgl. die Lit. in Pfeffer, l. c., p. 7.

Der Nutzen der nyctitropischen Bewegungen besteht nach Ch. Darwin[1]) darin, die Beschädigung durch Kälte zu erschweren. Denn indem die Blätter sich verticaler Stellung nähern oder sich gegenseitig decken, werden dieselben durch Strahlung in hellen Nächten in geringerem Grade unter die Temperatur der Luft abgekühlt (vgl. II, § 88). Darwin fand denn auch, dass Blätter, die gewaltsam in Tagstellung festgehalten waren, in kühlen Nächten weit mehr beschädigt wurden, als solche, die ihre Nachtstellung annehmen konnten. Die geringere Abkühlung der letzteren zeigte auch der Mangel oder der geringe Absatz von Thautropfen an, die sich auf den in Tagstellung gehaltenen Blättern reichlich eingefunden hatten. Insbesondere scheint es auf einen Schutz der anscheinend empfindlicheren oberen Blattfläche abgesehen zu sein, da gerade die Blattoberseiten sich häufig aneinanderlegen, selbst wenn dazu Drehungen der Blätter ausgeführt werden müssen.

Durch die Blüthenbewegungen mag wohl besonders auch ein Schutz der Geschlechtsorgane erzielt werden, und dieses wird auch bei den Blüthen erreicht, die durch Temperatursenkung zum Schliessen gebracht werden (II, § 58)[2]). Weil bei nur geringer Bewegung der für die Blätter der Pflanze gewonnene Schutz gering ist, möchte Darwin nur dann von nyctitropischen Bewegungen sprechen, wenn die Blätter in der Nacht mindestens einen Winkel von 60 Grad mit der Horizontalen erreichen (l. c., p. 253 u. 270). Indess können wir die Bewegungen hier nicht nach einem einzelnen Zweck classificiren und rechnen deshalb auch sachgemäss jede nur geringe tägliche Bewegung zu den nyctitropischen Bewegungen.

Verbreitung. Ansehnlichere Tagesbewegungen führen Blätter von Pflanzen aus den verschiedensten Familien aus, wie aus der von Darwin (p. 255 u. 273) zusammengestellten Liste zu ersehen ist; geringe tägliche Bewegungen gehen vielleicht keinem wachsenden Blatte ab. Gelenkbewegungen finden sich namentlich allgemein bei Leguminosen und Oxalideen, ferner u. a. bei Marsilia, Porliera, Portulaca. Uebrigens besitzt z. B. Phyllanthus Niruri Bewegungsgelenke, die nicht allen Arten dieses Genus zukommen[3]), und weitere derartige Abweichungen innerhalb desselben Genus hat Darwin[4]) angeführt. Dieser Forscher[5]) hat auch verschiedene Beispiele dafür mitgetheilt, dass nicht immer alle Laubblätter einer Pflanze auffällige Schlafbewegungen ausführen, die z. B. den Cotyledonen mancher Pflanzen, nicht aber den Laubblättern zukommen, oder umgekehrt auf letztere beschränkt sind.

Blüthen, deren tägliche periodische Bewegungen vom Beleuchtungswechsel abhängig sind, finden sich zahlreich unter den Compositen, ferner unter Oxalideen, Mesembryanthemeen, Nymphaeaceen[6]). Von den vorherrschend von Temperaturschwankungen abhängigen Blüthenbewegungen wird weiterhin (§ 58) die Rede sein, ephemere Blüthen aber finden in diesem, periodische Bewegungen behandelnden Abschnitt keine Berücksichtigung. Nach Morren führen auch die Staubgefässe von Sparmannia africana Schlafbewegungen aus, und voraussichtlich werden fernere Forschungen an jenen und auch an Stengelorganen wenigstens geringere tägliche Bewegungen kennen lehren[7]).

Habituelles. Indem ich auf die zahlreichen Details in Darwin's Werk verweise, beschränke ich mich hier auf wenige beiläufige Bemerkungen. Die Bewegungen bestehen zumeist in einfachen Hebungen und Senkungen, wenn es sich nicht um ein Aneinanderlegen von Blättern und Blättchen handelt, in welchem Falle nicht selten, wenigstens bei Variationsbewegungen, Drehungen sich beigesellen. So legen sich z. B. die sich abwärts bewegenden Blättchen von Phyllanthus Niruri nicht mit der Unterseite, sondern mit der Oberseite aneinander, indem in den Gelenken eine Torsion von beinahe 180° ausgeführt wird[8]). Derartige, wenn auch z. Th. viel schwächere Drehung findet vielfach in den Gelenken der Blättchen von Cassia, Mimosa, Acacia, Melilotus u. a. statt[9]). Besitzen Blattstiel und

1) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 240, 250, 340.
2) Ueber Bewegungsvorgänge als Schutzmittel d. Blüthen vgl. Kerner, Die Schutzmittel des Pollens, 1873.
3) Pfeffer, l. c., p. 161. 4) L. c., p. 337. 5) L. c., p. 268 u. 338.
6) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 195 u. 210. Weitere Angaben bei Linné u. bei Royer, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 355; Fritsch, Bot. Ztg. 1852, p. 895.
7) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 162. 8) Pfeffer, l. c., p. 159.
9) Vgl. z. B. Darwin, l. c., p. 335.

en, welche, wo sie vorhanden, natürlich fortdauern, so lange die Pflanze in nem bewegungsfähigen Zustand sich befindet[1]. So werden u. a. die ansehn-:hen autonomen Bewegungen der Blättchen von Trifolium pratense und Oxalis :etosella, sowie die Schwingungen geringerer Amplitude des Endblattes von edysarum gyrans in ähnlichem Zeitmaass wie zuvor (vgl. II, § 42) fortgeführt, nd eben dieser Bewegungen halber verwischt sich bei continuirlicher Beleuch-ıng in diesen Pflanzen schneller die Nachwirkung der Tagesperiode. Diese ist ɔer an die Existenz hervorstechender autonomer Bewegungen keineswegs ge-ettet, und trotz des Zurücktretens dieser fallen bei Acacia lophantha, Impatiens a. Pflanzen die nyctitropischen Bewegungen so ansehnlich als an irgend elchen Pflanzen aus, während z. B. die mit so überaus ansehnlichen autono-en Bewegungen ausgestatteten Seitenblättchen von Hedysarum gyrans[2], enn überhaupt, jedenfalls äusserst geringe tägliche periodische Bewegungen ısführen.

Das Nachlassen und Verschwinden nyctitropischer Bewegungen an den im ınkeln gehaltenen Pflanzen erlaubt in unserer Frage hinsichtlich der Laub-ätter keine maassgebenden Schlussfolgerungen, sofern ihre Bewegungs-higkeit mit der allmählich sich einstellenden Dunkelstarre erlischt. Dagegen ·ht die Nothwendigkeit des Beleuchtungswechsels für die Fortdauer nycti-ɔpischer Bewegungen der Blüthen aus den Erfahrungen an Oxalis rosea her-ır. An einer ins Dunkle gestellten Pflanze führten die bei Beginn des Versuchs ·öffneten und in den nächsten 3—4 Tagen sich öffnenden Blüthen noch tägliche ɛwegungen aus, die an den ferner entfalteten, übrigens paratonisch empfind-:hen Blüthen fehlten, mit dem Rückbringen der Pflanze ans Tageslicht aber iederkehrten. Schneller noch, nämlich am zweiten oder gar am ersten Tag, ·löschen im Dunkeln die Tagesbewegungen in den Blüthenköpfchen von Bellis ɛrennis[3].

Mit obigen experimentellen Erfahrungen stimmen auch überein die in Alten (orwegen, 70° n. Br.) beiläufig gemachten Beobachtungen, über welche Schüb-r[4] berichtet. Die Blättchen von Acacia lophantha und Mimosa pudica blieben ımlich ausgebreitet, während die Sonne über dem Horizont stand, mit dem 'iederbeginn der Nächte kehrten aber die täglichen Bewegungen zurück.

Wie die unter den gewöhnlichen Bedingungen erwachsenen Pflanzen am ıge, sind auch die ihrer täglichen Bewegungen durch continuirliche Beleuch-ng beraubten Pflanzen vollkommen paratonisch empfindlich, und eine Ver-ınklung ruft eine der abendlichen Senkung gleichsinnig gerichtete Recep-ɔnsbewegung hervor, die je nach der specifischen Reactionsfähigkeit grösser ler kleiner ausfällt. Während die Blättchen von Acacia lophantha und Trifo-ım pratense, sowie das Hauptblatt von Hedysarum gyrans nach plötzlicher ɛrdunklung im Laufe von 3/4 bis 2 Stunden in vollkommene Nachtstellung ɔergegangen waren, wurde diese nicht ganz erreicht von den Blättern der ıpatiens noli tangere, deren Blattspitze immerhin sich um 80 Grad senkte.

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 34 u. 52, u. dieses Buch p. 189.
2) Vgl. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 308.
3) Pfeffer, l. c., p. 37.
4) Die Pflanzenwelt Norwegens 1873, p. 88; vgl. Pfeffer, l. c., p. 36.

Die Blätter von Sigesbekia orientalis L.[1]) senkten sich aber nur um 10—30 Grad, obgleich die normale abendliche Bewegung gegen 100 Grad betrug.

Aehnliche Unterschiede hinsichtlich der erzielten Bewegungsamplitude bieten auch obige Pflanzen, wenn die unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels erzogenen Pflanzen am Tage verdunkelt werden. Nach solchen Erfahrungen zu urtheilen, antworten die durch Wachsthum sich bewegenden Blattorgane, also auch die Blüthen, auf eine Lichtentziehung mit einer Receptionsbewegung von nur geringerer Amplitude, die so ansehnlich wie bei Impatiens an keinem andern von mir untersuchten Objecte ausfiel. Die Gelenke sind zumeist in ansehnlichem Grade paratonisch empfindlich, doch führen die Blätter von Portulaca sativa in Folge einer Verdunklung nur eine geringe Variationsbewegung aus[2]).

Werden die bisher unter normalen Bedingungen cultivirten Pflanzen ins Dunkle gebracht oder in gleichförmiger Beleuchtung gehalten, so setzen sich wie schon bemerkt wurde, noch einige Zeit Nachwirkungsbewegungen mit allmählich nachlassender Amplitude fort. Ebenso folgen einer einmaligen Receptionsbewegung, die durch Verdunklung einer in continuirlicher Beleuchtung bewegungslos gemachten Pflanze hervorgerufen wird, analoge Nachwirkungsbewegungen, welche freilich, entsprechend der geringeren Bewegungsamplitude, gewöhnlich nicht so lange als die Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode fortgesetzt werden. Die aus letzterer entspringenden Nachwirkungsbewegungen halten übrigens, je nach den spezifischen Eigenschaften der Pflanze längere oder kürzere Zeit an. Mitgetheilt ist schon, dass in den Blüthen von Bellis perennis bei Aufenthalt im Dunkeln schon nach 1—2 Tagen, in den Blüthen von Oxalis rosea nach 3—4 Tagen die täglichen Bewegungen erloschen sind, und zur Eliminirung dieser eine 5tägige continuirliche Beleuchtung der Blätter von Acacia lophantha und Impatiens noli tangere ausreicht. Ebenso schnell verschwinden die nyctitropischen Bewegungen der letztgenannten Pflanzen auch im Dunkeln, und über eine Woche im Dunkeln fortdauernde auffällige Nachwirkungsbewegungen sind mir an den untersuchten Objecten nicht entgegengetreten. Ein nicht völlig gehemmter Lichtzutritt ist aber die Ursache dieser Nachwirkungsbewegungen nicht, da dieselben auch bei vollkommener Verfinsterung und auch dann sich einstellen, wenn zuvor die nyctitropischen Bewegungen durch Verfinsterung am Tage und Beleuchtung während der Nacht umgekehrt wurden, die dann dauernd im Dunkeln gehaltenen Pflanzen nunmehr am Tage der nächtlichen Stellung der Blätter zustreben[3]).

Die Zeitdauer einer Nachwirkungsbewegung stimmt wohl gelegentlich einmal ziemlich genau mit der Schwingungszeit der unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels ausgeführten Bewegung überein, doch fand ich an den im Dunkeln gehaltenen Pflanzen auch die zu einem Hin- und Hergang nöthige Zeit um einige Stunden verlängert oder verkürzt. Ein ähnliches Verhältniss wurde zwischen der Schwingungszeit von Receptionsbewegung und Nachwirkungsbewegung beobachtet, wenn zuvor in continuirlicher Beleuchtung bewegungslos gemachte Pflanzen von Acacia lophantha oder Impatiens noli tangere

1) Die in meinen Period. Bewegungen Sigesbekia flexuosa genannte Pflanze erwies sich bei näherer Bestimmung als eine Form von Sigesbekia orientalis L.

2) Pfeffer, l. c., p. 15 u. 39. 3) Pfeffer, l. c., p. 55.

gere verdunkelt wurden [1]). Da nun die Dauer eines Hin- und Hergangs einer Receptionsbewegung nach Maassgabe der Helligkeitsabnahme und anderen Umständen variabel ist, so kommt also der Pflanze keineswegs die Fähigkeit zu, auf eine Verdunklung mit einem gerade 24 Stunden umfassenden Hin- und Hergang zu antworten. Ein solcher nahm in einem Experimente mit Acacia lophantha u. a. 15 Stunden in Anspruch, doch kann an dieser Pflanze, bei Anwendung eines geringeren Lichtabfalls, die Schwingungsweite und die Schwingungszeit erheblich verkürzt werden.

Ruft eine einzelne Verdunklung eine nur geringe Receptionsbewegung hervor, so kann natürlich die ansehnliche Amplitude der nyctitropischen Bewegung nur durch Accumulation zu Stande kommen. Näher habe ich dieses an der Wachsthumsbewegung ausführenden Sigesbekia orientalis verfolgt (l. c. p. 40). Nachdem die täglichen Bewegungen der Blätter dieser Pflanze durch ununterbrochene fünftägige Beleuchtung eliminirt worden waren, wurde dieselbe in der Folgezeit zwischen 8 Uhr Vormittags und 4 Uhr Nachmittags verdunkelt, in der übrigen Zeit beleuchtet. Als dann die Blätter am ersten Tage eine Bewegungsamplitude von 10—30 Grad ausgeführt hatten, steigerte sich dieselbe am 2. Tag auf 15—45 Grad, am 4. Tag auf 40—80 Grad und erreichte am 5. Tag mit 70—100 Grad ungefähr die Schwingungsweite, welche die Blätter dieser Pflanze unter dem Einfluss des täglichen Beleuchtungswechsels einhalten.

Durch Zusammengreifen der Nachwirkungsbewegungen und neuer, durch Verdunklung und Erhellung erzielter paratonischer Wirkungen, kommen also die täglichen Bewegungen in analoger Weise zu Stande, wie die Schwingungen eines Pendels, die durch richtiges Eintreffen neuer Stösse allmählich zu grösserer Amplitude getrieben werden. Diese Ausbildung der Tagesperiode ist nicht so deutlich oder gar nicht an Pflanzen zu bemerken, deren Blätter schon in der ersten Receptionsbewegung die volle Amplitude der Tagesbewegung ausführen. Bei Acacia lophantha aber wenigstens, deren im Licht bewegungslos gemachte Blättchen schon mit der ersten Verdunklung zum Aneinanderpressen gebracht werden, wird eine Accumulation dadurch bemerklich, dass nach jener Receptionsbewegung nur ein 2maliger Hin- und Hergang, nach vorausgegangener Tagesperiode aber ein 4—5maliger Hin- und Hergang an den Blättchen der im Dunkeln gehaltenen Pflanze zu bemerken ist.

Die Erfolge, welche der tägliche Rhythmus oder ein anderer Wechsel der Beleuchtung im Nähern hat, können hier nicht eingehend behandelt werden, übrigens entsprechen die thatsächlichen Erfahrungen im Wesentlichen den Resultaten, die an einem schwingenden Pendel erzielt werden, wenn man die Bewegung fördernde oder hemmende Stösse verschiedener Intensität auf dasselbe wirken lässt.

Normalerweise greifen tägliche Nachwirkungsbewegungen und neue paratonische Wirkungen begünstigend zusammen, und sowohl die Verdunklung am Abend, als die Erhellung am Morgen beschleunigt die ohnehin angestrebte Bewegung. Dieser tritt aber eine entgegengesetzt gerichtete Receptionsbewegung gegenüber, wenn man z. B. während der abendlichen Senkung die Be-

---

1) Pfeffer, l. c., p. 39, 43, 49; p. 53 ist auch die von einigen Autoren angenommene Beschleunigung der im Dunkeln fortdauernden Bewegung behandelt.

leuchtung verstärkt, und von der relativen Intensität der beiden sich entgegenarbeitenden Bestrebungen hängt die als Resultante sich ergebende Bewegung ab. Ist eine stärker reagirende Pflanze, wie Acacia lophantha, gegeben, so vermag eine ansehnlichere Lichtsteigerung die abendliche Bewegung der Blätter umzuwenden, dagegen schreitet diese unter gleichen Umständen, jedoch etwas verlangsamt fort, wenn ein einzelner Lichtwechsel eine Receptionsbewegung von nur geringer Amplitude hervorruft, wie ich dieses u. a. an Blättern von Sigesbekia, Chenopodium album, Nicotiana rustica, an Blüthen von Leontodon hastilis, Taraxacum officinale beobachtete [1]). An solchen Pflanzen bewirkt demgemäss eine Verdunklung in den Nachmittagsstunden eine sehr ansehnliche Bewegung, erzielt aber in den Morgenstunden einen nur geringen Effect [2]). Dass dieses Verhalten wesentlich von den jeweilig angestrebten Bewegungszuständen abhängt, nicht aber durch die Nothwendigkeit einer Ruhezeit nach jeder ausgeführten Bewegung bedingt wird, lehren die durch continuirliche Beleuchtung bewegungslos gemachten Pflanzen, die trotz längerer vorausgegangener Ruhe doch nur mit einer geringen Amplitude auf eine Verdunklung antworten.

Wird der Beleuchtungswechsel gerade umgekehrt, also die Pflanze fernerhin Nachts erhellt und Tags verdunkelt, so treten gleichfalls entgegengesetzte Bewegungsbestrebungen in Conflict. Jedenfalls ist dann nach einiger Zeit ein den neuen Beleuchtungsverhältnissen entsprechender Bewegungsgang inducirt, von der paratonischen Reactionsfähigkeit der Pflanze hängt es aber wiederum ab, wie schnell die Umwendung des Bewegungsrhythmus erfolgt [3]). Dieser accommodirt sich natürlich auch den obwaltenden Verhältnissen, wenn die Zeit des Beleuchtungswechsels um einige Stunden verschoben wird, und schon dieserhalb ändern sich die Wendepuncte der täglichen Bewegungen bei uns mit den Jahreszeiten. In allen Fällen ist übrigens zu beachten, dass die Nachwirkungsbewegungen sich nach den thatsächlich ausgeführten Bewegungen richten, und deshalb unter unverändert bleibendem Beleuchtungswechsel ein günstiges Zusammenwirken zwischen Nachwirkungs- und Receptionsbewegungen immer hergestellt wird. Lichtschwankungen während des Tages machen sich natürlich im täglichen Bewegungsgang bemerklich, der auch von anderen Factoren beeinflusst wird, von denen einige weiterhin noch Besprechung finden, und in dem autonome Bewegungen, sofern sie vorhanden, sich immer geltend machen.

Die Receptionsbewegungen und damit auch die tägliche Bewegung wird, wie im vorigen Paragraphen auseinandergesetzt ist, erzielt, indem Verdunklung eine Steigerung, Erhellung eine Verminderung der Expansionkraft (resp. des Wachsthums) erzeugt, und diese ungleich schnell in den antagonistischen Geweben variirt. Es ist also hier eine allseitige Helligkeitsschwankung, nicht

1) Dieses Entgegenarbeiten von Nachwirkungsbewegungen und Receptionsbewegungen benutzte ich (l. c., p. 85 u. 71), um die täglichen Bewegungen schneller in continuirlicher Beleuchtung zu eliminiren.

2) Pfeffer, l. c., p. 71. Deshalb bringt auch im Freien eine durch aufsteigendes Gewitter oder anderweitig erzielte Verfinsterung am Nachmittag, nicht aber am Morgen in besagter Weise reagirende Blätter und Blüthen in Nachtstellung. Vgl. z. B. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 201.

3) Pfeffer, l. c., p. 45.

wie beim Heliotropismus, eine einseitige Beleuchtung maassgebend, durch welche freilich in den Bewegungsorganen gleichfalls heliotropische und, so weit mir bekannt, positiv heliotropische Krümmungen erzeugt werden. Diesen sind jedenfalls zum guten Theil die durch directe Insolation erzielten Bewegungen zuzuschreiben, welche z. B. bewirken, dass die Blättchen von Acacia, Mimosa, Robinia sich aufwärts zusammenneigen oder sich rückwärts beugen, wenn sie durch reflectirtes Sonnenlicht von unten getroffen werden [1].

Dagegen senken sich als Folge gesteigerter Erhellung die Blättchen von Oxalis acetosella im Sonnenlicht und dem entsprechend wird derselbe Erfolg erreicht, gleichviel in welcher Richtung die Sonnenstrahlen die Gelenke treffen. Hier ist die Ursache der Senkung die mit der Intensität der Beleuchtung relativ ansehnlicher abnehmende Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte. Die Verminderung der Biegungsfestigkeit der Gelenke zeigt an, dass die Erschlaffung der insolirten Gelenke eine sehr erhebliche ist, und zwar kommt dieser Erfolg, wie schon Cohn zeigte, nicht durch Erwärmung der Gelenke zu Stande [2]. Ein ähnliches Verhalten scheint sich nach Darwin (l. c., p. 381) an den Blättchen von Averrhoa bilimbi zu finden.

Die Relation der Expansionskraft oder des Wachsthums in den antagonistischen Geweben ist überhaupt mit der Beleuchtung, wenn auch in den meisten Fällen nicht sehr erheblich, veränderlich. Deshalb nehmen manche Blätter im Dunkeln eine etwas andere Stellung als Gleichgewichtslage an, als im diffusen Licht [3], und begreiflicherweise kommen ähnliche Verhältnisse durch das Ausmaass anderer Agentien, z. B., wie wir noch hören werden, durch Temperatur und Wassergehalt zu Stande. Indem nun ein ins Dunkle gebrachtes Blatt seiner neuen Gleichgewichtslage zustrebt, geht natürlich auch eine gewisse Senkung oder Hebung vor sich [4], die aber nicht die Ursache der täglichen Bewegungen ist, welche ja aus den hervorgehobenen mechanischen Gründen in einem Hin- und Hergang, also in Schwingungen um die Gleichgewichtslage bestehen, die eine Verschiebung dieser nicht herbeiführen müssen.

Die historische Entwicklung unseres Gegenstandes habe ich in meinen Periodischen Bewegungen (p. 30 u. 163) geschildert. Hier sei nur bemerkt, dass schon de Candolle [5] die Frage aufwarf, ob der tägliche Beleuchtungswechsel die Tagesbewegungen ausbilde, oder ob Schwingungen dieser Art der Pflanze als erbliche Eigenschaft zukommen, der Beleuchtungswechsel also nicht die Bewegungen erzeuge, sondern nur einen gewissen regulirenden Einfluss ausübe. Experimentell kam de Candolle zu keinem entscheidenden

---

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 62. Aeltere Lit. ist hier citirt. — Vgl. auch Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 379. Darwin bezeichnet dieses zuweilen Tagesschlaf genannte Phänomen als Paraheliotropismus. — Ueber die Bedeutung dieser Bewegungen zum Schutze des Chlorophylls vgl. Wiesner, Die natürl. Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls, 1876.

2) Näheres Pfeffer, l. c., p. 59.

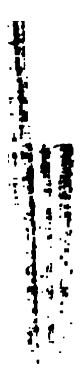
3) Vgl. z. B. Pfeffer, l. c., p. 19. — Nach Wiesner (Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 56) legt sich sogar die morphologische Oberseite der im Dunkeln cultivirten Blätter von Galanthus nivalis dem Boden auf, und durch stärkeres Wachsthum der Oberseite wird demgemäss nach dem Einbringen in Licht eine mehr als 90 Grad betragende Bewegung ausgeführt.

4) Vielleicht schwebte ein derartiger Gedanke C. Kraus (Flora 1879, p. 69) in seiner übrigens unklaren Erklärung der täglichen Bewegungen vor.

5) Mémoires présentés par divers. savans 1806, Bd. 1, p. 349.

II, § 24, und unmöglich ist es nicht, dass Fälle gefunden werden, in denen die kungsbewegungen der inducirten Tagesperiode bis auf Nachkommen sich erh würde also dann gegenüber beschränkter Beobachtungszeit eine erblich geworde dicität vorliegen, und die nähere Aufhellung der jährlichen Periode der Wachst gänge wird, wie früher bemerkt II, § 25, schlagende Beispiele dieser Art voraus liefern. Nachwirkung und Vererbung sind naturgemäss durch Bindeglieder verknü ist es bisher üblich gewesen, unter Vererbung die Uebertragung von Eigenschaft Nachkommen zu verstehen, und zu dieser Categorie gehören dann auf Grund de schen Erfahrungen die täglichen periodischen Bewegungen nicht. Fast scheint es ob Darwin[5] den Begriff »Vererbung« erweitern und auf die zeitlich begrenzten kungsbewegungen ausdehnen will, denn nur so ist mir verständlich, dass dieser die Periodicität der Tagesbewegung als in einer gewissen Ausdehnung vererbt ans

Das Verhältniss der von verschiedenen äusseren Ursachen abhängig gungsvorgänge unter einander ist früher besprochen worden II, § 41. Es sei in bemerkt, dass die täglichen Bewegungen und die autonomen Bewegungen von Sac einander gehalten wurden, und dass Brücke[7] nachwies, wie die bis dahin meist selten täglichen und durch Stoss auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica verschiedenen mechanischen Vermittlung beruhen. Denn ein mechanischer Reiz eine Senkung der Expansionskraft nur in der unteren Hälfte des primären Gele führt so eine Erschlaffung herbei, während, wie oben mitgetheilt, beim Ueberga Nachtstellung die beiden Gelenkhälften gleichsinnig an Expansionskraft gewinnen Biegungsfestigkeit zunimmt.



Der Mechanismus der Tagesbewegungen, so lange eben Receptionsbewegungen greifen, weicht, wie hervorgehoben, auch von dem Mechanismus der autonomen B gen ab, in denen sich die Spannung in den antagonistischen Gelenkhälften in ge gegengesetztem Sinne ändert. Ein Mittel, die autonomen Bewegungen zum Stillstan gen, während die Tagesbewegungen fortdauern, ist nicht bekannt, dagegen setzen tere bei Mimosa pudica auch bei anderen Pflanzen fort, während die Reizbarkeit die durchgehends durch äussere Eingriffe früher erlischt, als die nyctitropischen

1) De Candolle, Pflanzenphysiol., übers. von Röper, 1835, Bd. 2, p. 640.
2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 287. 3) Flora 1863, p. 469.
4) Pflanzenzelle 1867, p. 331.

nomen Bewegungen. Letztere halten noch an, wenn durch mässige Einwirkung von Aether- oder Chloroformdampf (II, § 59) oder durch schnell aufeinander folgende Stösse (II, § 52) die Reizbarkeit eliminirt ist, und diese verschwindet bei Aufenthalt im Dunkeln schneller als die Tagesbewegungen, die aber durch continuirliche Beleuchtung aufhebbar sind, in welcher die mechanische Reizbarkeit erhalten bleibt. Und wie nicht jede zu täglichen Bewegungen befähigte Pflanze durch Berührung zu merklichen Reizbewegungen veranlasst werden kann, kommen auch wohl den meisten, jedoch nicht allen, gegen mechanische Reize empfindlichen Pflanzen nyctitropische Bewegungen zu, denn letztere gehen den mechanisch reizbaren Blättern von Drosera rotundifolia [1]) und Dionaea muscipula [2]) ab.

Periodisch wiederkehrende Vorgänge werden übrigens durch alle sich rhythmisch wiederholende äussere Eingriffe, auf welche die Pflanze reagirt, hervorgerufen. Um bei Bewegungen zu bleiben, erinnere ich daran, dass z. B. eine tägliche Bewegung zu Stande kommt, wenn eine Pflanze sich Tags gegen ein Fenster hin krümmt und Nachts diese Bewegung ausgleicht, und in bestimmten Intervallen wiederholte Contactreizung der Drüsenhaare von Drosera würde ja auch eine periodische Bewegung von entsprechendem Zeitmaass erzeugen. Den hier speziell behandelten täglichen Bewegungen schliessen sich eng an die vom Lichtwechsel abhängigen täglichen Schwankungen des Längenzuwachses (II, § 24) und der Gewebespannung (II, § 11). Auch die täglichen Variationen der Spaltweite an Spaltöffnungen (I, § 17) und des Saftausflusses an decapitirten Pflanzen (I, § 31) sind von dem täglichen Wechsel äusserer Verhältnisse abhängige Vorgänge, deren Zustandekommen vielleicht in Beziehung zu derselben Reactionsfähigkeit steht, von welcher die nyctitropischen Bewegungen abhängen. Zur Erzeugung solcher periodischer Bewegungen bedarf es natürlich nicht der Nachwirkungsbewegungen, zu denen indess vielfach eine Neigung im vegetabilischen Organismus zu bestehen scheint.

Combinationsbewegungen. Nachdem früher im Allgemeinen die Resultate angedeutet sind, welche aus dem Zusammengreifen von Receptionsbewegungen und autonomen oder Nachwirkungsbewegungen sich ergeben, muss hier noch einiger anderer Factoren gedacht werden, die Einfluss auf den Bewegungsgang haben können. Zu diesen gehört das mit der Stellung des Blattes, mit Bezug auf die Bewegungszone, veränderliche statische Moment, das natürlich bei horizontaler Lage des Blattes am ansehnlichsten ausfällt, während mit der Annäherung an die Verticale der Zug und Druck abnimmt, welcher bestrebt ist, das Blatt abwärts zu bewegen. Einen gewissen Einfluss muss eine solche mechanische Wirkung immer auf den Bewegungsgang haben, für den es auch nicht gleichgültig sein kann, dass während der Hebung des Blattes eine entsprechend ansehnlichere Arbeit, als während der Senkung zu leisten ist.

Eine Vermehrung des statischen Moments bewirkt an Mimosa pudica sogar, dass der primäre Blattstiel am Abend sich erheblich senkt, um erst weiterhin sich zu erheben, obgleich im Gelenk als Folge der Verdunklung nur Hebung des primären Blattstiels angestrebt wird [3]). Erheblich vermehrt aber wird das statische Moment durch die nyctitropische Bewegung der secundären Blattstiele, welche sich, wie es Fig. 29, Bd. II, p. 236 [4]), zeigt, Abends nach vorn bewegen, und auch die abendliche Bewegung der Blättchen vermehrt noch die im Gelenk beugend wirkende Kraft. In der That hört diese abendliche Senkung des primären Blattstiels endlich auf, wenn man die Stellungsänderung der secundären Blattstiele durch geeignetes Festbinden verhindert. Der Nachwirkung der vorausgegangenen Bewegung halber verschwindet aber nun allmählich die abendliche Senkung, welche in einzelnen Versuchen nach 8 Tagen, in anderen erst nach 14 Tagen nicht mehr zu bemerken war. Wurden dann die secundären Blattstiele wieder in Freiheit gesetzt, so trat mit der Bewegung dieser die abendliche Senkung, jedoch, da sie durch Accumulation entsteht,

---

1) Kabsch, Bot. Ztg. 1860, p. 247.

2) Oudemans, Bot. Ztg. 1860, p. 163; Munk, Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte von Dionaea 1876, p. 101.

3) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 73. Der normale Gang der täglichen Bewegung ist ausführlich verfolgt von Millardet, Nouvell. Recherch. sur la périodicité d. l. tension. 1869, Separatabz. aus Mémoir. d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Strassbourg, Bd. 6.

4) Die Blätter nehmen Abends zunächst eine der Reizstellung habituell ähnliche Lage an.

nur allmählich wieder ein. Aus dieser Erscheinung geht also schlagend hervor, dass nicht die durch die paratonische Wirkung des Lichtes angestrebte, sondern die thatsächlich ausgeführte Bewegung bestimmend für die Nachwirkungsbewegung ist.

Von Bedeutung für den Erfolg einer paratonischen Wirkung des Lichtes und somit für die Tagesbewegung ist die in einem Gelenk bereits vorhandene Relation der Spannung der antagonistischen Gewebe. Es ergibt sich dieses aus den Erfahrungen an umgekehrten Pflanzen von Phaseolus vulgaris und von Desmodium gyrans. Vermöge des negativen Geotropismus, der allen Gelenken zukommt, gehen nämlich nach Umkehrung die fraglichen Blätter am Tage in eine der Nachtstellung ähnliche Lage über, indem, wie die Constanz der Biegungsfestigkeit lehrt, die morphologisch obere Gelenkhälfte an Expansionskraft gewinnt, die untere nun zenithwärts gerichtete Gelenkhälfte dagegen an Ausdehnungskraft entsprechend verliert[1]. Hält man die Blattstiele der Primordialblätter von Phaseolus[2] fest, so sind diese Blätter am Tage dem Stengel angepresst, werden aber am Abend horizontal, führen also, auch bei einer Verdunklung am Tage, gerade entgegengesetzte Bewegungen wie an der in Normalstellung befindlichen Pflanze aus und kehren somit nach einer Verdunklung immer in die Ausgangslage zurück. Der endliche Expansionszuwachs beider Gelenkhälften ist also gleich, jener entwickelt sich jetzt aber schneller in der morphologisch oberen Gelenkhälfte, und wir müssen dieses als eine Folge der in der oberen Gelenkhälfte mit der Umkehrung relativ vermehrten Expansionskraft ansehen, wenn auch die näheren Umstände noch weiterer Aufklärung harren.

Es ist also auch die Lage der Blätter gegen die Verticale von Bedeutung für Receptions- und Tagesbewegung, und vielleicht erklärt sich hieraus Darwin's[3] Beobachtung, nach der an manchen Pflanzen die an horizontalen und vertikalen Zweigen derselben Pflanze stehenden Blätter gewisse Abweichungen hinsichtlich ihrer nyctitropischen Bewegungen zeigen. Auch wird mit der Krümmung der Bewegungszone die Stellung gegen die Verticale und damit die Intensität der geotropischen Wirkung mehr oder weniger modificirt. Übrigens sind bekanntlich viele Blätter so organisirt, dass sie sich Abends erheben, also die erdwärts gewandte Partie der Bewegungszone Abends an Expansionskraft gewinnt.

Reactionszeit. Einer gewissen, wenn auch kurzen Zeit bedarf es natürlich immer, um als Erfolg eines Beleuchtungswechsels eine bemerkliche Bewegung zu erzielen oder eine in Gang befindliche Bewegung umzuwenden. Hierzu bedurfte es u. a. 4—5 Minuten, als einseitig operirte Gelenke von Phaseolus, nachdem sie durch Verdunklung in Bewegung gesetzt worden waren, wieder erhellt wurden[4].

Ebenso reagirt eine im Lichtabschluss gehaltene Pflanze erst ansehnlich auf eine erneute Verdunklung, nachdem sie eine gewisse Zeit beleuchtet war. So bewegten sich die Blättchen von Acacia lophantha nur wenig, als sie nach 6 Minuten Beleuchtung verdunkelt wurden, dagegen schon recht ansehnlich nach halbstündiger Beleuchtung. Der reactionsfähige Zustand wird also immerhin schnell, so auch an Wachsthumsbewegungen ausführenden Blättern von Impatiens noli tangere hergestellt. Schon nach 5 Minuten Beleuchtung erfolgte eine ganz geringe, nach 7 Minuten eine 25—37 Grad erreichende Senkung der wieder verdunkelten Blätter von Impatiens, und innerhalb ½ Stunde scheint sich so ziemlich die maximale Reactionsfähigkeit herzustellen[5].

Die Beleuchtung wirkt aber auf die Bewegung nicht in gerade umgekehrter Weise, wie die folgende Verdunklung, da die [illegible] sich so ansehnlich senkenden Blätter von Impatiens sich nur wenig während der Beleuchtung erheben. Durch diese werden aber in dem reactionsfähigen Gewebe die Bedingungen geschaffen, vermöge welcher durch den Act der Verdunklung vorübergehend, wie früher mitgetheilt, eine beschleunigte Zuwachsbewegung auch der neutralen Achse erzielt wird. Leider fehlen noch Argumente, um sicher zu entscheiden, ob der Act der Erhellung als solcher nichts wirkt und das Wachsthum eben nur allmählich auf die im Licht geringere Wachsthumsschnelligkeit zurückkehrt[6]. Es hat dieses in der That eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich, und einen analogen Fall, dass nämlich ein Temperaturabfall nicht gerade die umgekehrte Wirkung einer gleichen Temperaturerhöhung erzielt, werden wir noch kennen lernen (II, § 58).

---

1 Pfeffer, l. c., p. 161. 2 Vgl. Fig. 28 in Bd. I, p. 191.
3 Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 335. 4 Pfeffer, l. c., p. 73.
5 Pfeffer, l. c., p. 57. 6 Pfeffer, l. c., p. 56.

Uebrigens wird in den Gelenkhälften durch Verdunklung die Expansionskraft vorübergehend über das Maass getrieben, welches unter constanten Bedingungen fernerhin als Gleichgewichtslage anzusehen ist. Denn da in der durch Verdunklung hervorgerufenen Bewegung die Biegungsfestigkeit während der rückgängigen Bewegung nicht mehr zunimmt, so muss hierbei die Expansionskraft in der schneller reagirenden Hälfte wieder entsprechend zurückgehen[1]).

Die Expansionskraft, mit der die Bewegungen angestrebt werden, ergibt sich aus der Kraft, die nöthig ist, um die Variationsbewegung eines Blattes aufzuhalten. Nach Versuchen in dieser Richtung strebte die obere Gelenkhälfte eines horizontal festgehaltenen Primordialblattes von Phaseolus vulgaris in verschiedenen Versuchen mit einem Druck von mindestens 4,9 bis 5,2 Atmosphären sich zu verlängern und somit das Blatt abwärts zu bewegen. Dieses bezeichnet aber nur den Ueberschuss der Spannkraft der oberen über die untere Gelenkhälfte und, mit Einrechnung der zur Aequilibrirung dieser letzteren nöthigen Leistung, würde die gesammte Expansionskraft der oberen Gelenkhälfte sich mindestens auf 4,9 bis 7,7 Atmosphären stellen. Das Nähere über die Ausführung der Versuche möge in meinen »Periodischen Bewegungen«, p. 97, nachgesehen werden. Aus diesen ist auch zu ersehen, dass die Expansionskraft einzelner activer Zellen die obigen Werthe jedenfalls ansehnlich übertreffen muss.

Die Expansionskräfte in den Wachsthumsbewegungen sind jedenfalls nicht geringer, lassen sich aber auf gleiche Weise nicht bestimmen, da dieselben, auch wenn die Bewegung aufgehalten ist, doch in der Wachsthumsarbeit Verwendung finden.

Innere Ursachen. Es ist wohl kaum zweifelhaft, dass die Veränderungen der Expansionskraft, durch welche sowohl die Variations-, als auch die Wachsthumsbewegungen zu Stande kommen, auf entsprechenden Schwankungen des vom Zellinhalt gegen die Wandung ausgeübten Druckes, also des Turgors beruhen. Hofmeister's[2]) allgemeine Annahme, nach der die Spannungsänderungen durch Imbibitionszustände der Zellwand erzeugt werden, wird, so wenig wie in anderen Fällen, durch Thatsachen nicht gestützt. Dagegen spricht für den Turgor als mechanische Ursache der Bewegung, dass mit plasmolytischer Aufhebung jenes eine Variationskrümmung vollkommen, eine Wachsthumskrümmung, wenigstens unmittelbar nach der Entstehung, theilweise rückgängig wird. Durch welche speziellen Vorgänge im Zellinhalt die Veränderung des gegen die Wandung ausgeübten Druckes erreicht wird, ist noch fraglich, und die in § 53 (Bd. II) angedeuteten Fragen kommen auch für die täglichen Bewegungen wieder in Betracht.

Eine hohe osmotische Spannung ist in den Bewegungszonen, insbesondere auch in den Zellen der Gelenke, vorhanden und nothwendig, doch fehlt noch der strenge Beweis, dass durch Variation jener die Bewegung verursacht wird. Mit Hülfe der plasmolytischen Methode wurde kein entscheidendes Resultat erhalten, denn in Versuchen Dr. Hilburg's[3]) waren zur Erzeugung von eben wahrnehmbarer Contraction in den Gelenkzellen Salzlösungen derselben Concentration nöthig, gleichviel, ob am Licht oder im Dunkeln gehaltene Pflanzen von Phaseolus, Mimosa u. a. geprüft wurden. Jedoch sind diese Erfahrungen nicht entscheidend, weil der durch Licht erzielte Reizzustand möglicherweise nicht fixirt und mit dem Zerschneiden der Gelenke vielleicht rückgängig wird, so wie ja auch die aus gereizten Gelenken von Mimosa pudica entnommenen Schnitte immer sogleich auf den höchsten Turgescenzzustand zurückgehen. Geotropische und heliotropische Krümmungen in den Gelenken kommen allerdings durch eine Veränderung der osmotischen Leistung zu Stande, da nach Realisirung jener die Zellen derjenigen Gelenkhälfte, in welcher die Expansionskraft gewachsen war, zur merklichen Contraction einer Salzlösung höherer Concentration als bisher bedurften, in der antagonistischen Hälfte aber eine Lösung geringerer Concentration als zuvor ausreichte. Hiernach müssen die dem Geotropismus und Heliotropismus

1) Pfeffer, l. c., p. 93.

2) Pflanzenzelle 1867, § 32 u. 38. — Vgl. Pfeffer, l. c., p. 142.

3) Mittlerweile veröffentlicht in Untersuchungen aus dem Bot. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 23. Die parenchymatischen Gelenkzellen zeigen ein eigenthümliches Verhalten darin, dass beim Liegen in Wasser der Turgor zurückgeht, nicht aber in Lösungen von Salpeter und einigen anderen Salzen.

…sehnliche Beschleunigung des Wachsthums in der Bewegung
…t wird, die fernerhin in der constant gehaltenen niederen Temp…
…gsamer als bei höherem Wärmegrad wächst. Dagegen steigt bei
…peraturerhöhung die Zuwachsbewegung, ohne eine transitorische Bes…
…ung, auf das der höheren Temperatur entsprechende Maass, und inde…
…nenseite der Blüthenzipfel schneller die bezügliche Wachsthumsschnell…
…mmt, erfolgt die entsprechende Oeffnungsbewegung. Es wirkt al…
…raturabfall nicht umgekehrt wie eine Temperaturerhöhung und
… (II, § 56) bemerkt, scheint auch nur Verdunklung, nicht aber Erh…
…ine stossweise Beschleunigung in den durch Beleuchtungswechsel in Bew…
…gesetzten Organen zu erzielen.

Obige Schlüsse gründen sich vorwiegend auf die an Blüthen von (…
vorgenommenen mikrometrischen Messungen, mit denen übrigens die an e…
anderen Blüthen gewonnenen Resultate übereinstimmen. Entsprechen…
ansehnlichen Wachsthumsbeschleunigung pflegt während der oft sehr sch…
durch Temperaturabfall erzielten Schliessungsbewegung die Innenseit…
Perigonzipfel von Crocus entweder sich ein wenig zu verlängern oder …
Länge zu bewahren. Dagegen erfährt während der durch Temperatursteig…
erzeugten Oeffnungsbewegung die Aussenseite häufig eine geringe Verkür…
Dass aber die beiden antagonistischen Hälften gleichsinnig, nur ungleich sc…
durch eine Temperaturschwankung afficirt werden, geht schon aus der f…
den rückgängigen Bewegung hervor, in welcher dann die andere antag…
sche Hälfte gefördert wächst. Mit Einschluss der rückgängigen Bewegu…
gibt sich dann, dass in Folge eines Temperaturabfalles auch die Inne…
einen beschleunigten Zuwachs erfuhr.

Die Messungen wurden in der II, p. 258 angedeuteten Weise mikrometrisch ang…
Ich beschränke mich darauf, einen Versuch mitzutheilen, in welchem gleichzeitig …
auf Aussen- und Innenseite des Perigons von Crocus vernus und zwar an derselben …
schnittszone sich befanden. Die Pflanzen wurden von 4 Uhr 40 Min. Nachm. bis …
50 Min. Morgens in einer constanten, zwischen 17—18° C. sich bewegenden Temp…
dunkel gehalten, dann in einen 7—7½° C. warmen Raum gebracht. Nachdem dan…
schen 12 Uhr 10 Min. und 12 Uhr 40 Min. rapide Schliessung erzielt war, fand ferner…
4 Uhr Nachm., der niederen Temperatur entsprechend, nur geringes Wachsthum…
Die Zahlen geben die abgelesenen Theilstriche des Okularmikrometers an (1 Str…
0,00813 mm[1]).

		Aussenseite des Perigons	Innenseite des Perigons
7. Febr.	4 Uhr 40 Min. Nachm.	149,0	156,0
8. Febr.	8 » 50 » Vorm.	163,0	176,5
	11 » 50 » »	167,0	180,0
	Nun in Temperatur von 7—7½° C.		
	12 Uhr 10 Min. Mittags	173,0	181,0
	2 » 40 » »	176,0	181,0
	4 » Nachm.	179,0	182,0

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 123.

Aus derartigen Messungen sind dann die nachfolgenden Tabellen zusammengestellt, in welchen die procentische Zuwachsbewegung für 1 Stunde berechnet ist, indem das aus Messungen auf Ober- und Unterseite gefundene procentische Mittel durch 2 dividirt wurde. Es wird also auf diese Weise das Wachsthum einer Mittellamelle bestimmt, die von der neutralen Achse jedenfalls nicht viel abweichen wird, und diese mittleren Zuwachse an den sich bewegenden und nicht bewegenden Blüthen lassen sich unter einander vergleichen. Ueber den Columnen sind die Zeitintervalle verzeichnet, aus welchen die bezüglichen stündlichen procentischen Mittelwerthe entnommen sind. Jede der Horizontalreihen basirt auf Messungen, die an derselben Zone einer Blüthe vorgenommen wurden.

Die erste Tabelle zeigt in unzweifelhafter Weise die Beschleunigung des mittleren Wachsthums an, welche nach einer Temperatursenkung eintrat, indem z. B. in Versuch 1 das procentische Wachsthum von 0,7 auf 4,65 stieg, als die Temperatur auf 7° C. erniedrigt wurde. In der darauf folgenden Messungszeit hatte die Bewegung und die Wachsthumsbeschleunigung noch nicht ausgespielt, diese ist aber weiterhin langsamer, als sie in der höheren Temperatur war. Die Tabelle 2 gibt in gleicher Weise den Erfolg einer Temperaturerhöhung wieder. Eine vorübergehende Beschleunigung des Wachsthums der Mittellamelle ist nicht daraus zu entnehmen, denn die für die höhere Temperatur in aufeinander folgenden Zeiten gefundenen Zuwachswerthe zeigen unter sich keine grösseren Differenzen, als sie der Natur der Sache nach durch methodische Fehler und das sich mit der grossen Periode ändernde Wachsthum zu erwarten sind.

Tabelle 1.

	Temperatur 17—18° C.		Dann in 7—7½° C. und gemessen		
	Beobachtungszeit 16½—16¾ Std.	Beobachtungszeit 3 Std.	nach 15—20 Min.	nach weiteren 25—30 Min.	nach weiteren 3 Std. bis 3 Std. 20 Min.
	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.
Nr. 1	0,64 %	0,70 %	4,65 %	1,87 %	0,41 %
» 2	0,67 »	0,74 »	6,21 »	3,27 »	0,34 »
» 3	0,93 »	1,13 »	3,12 »	1,79 »	0,23 »
» 4	0,63 »	0,65 »	5,83 »	2,96 »	0,24 »
» 5	0,70 »	0,84 »	5,20 »	1,91 »	0,19 »
» 6	0,94 »	1,16 »	6,42 »	2,87 »	0,31 »

Tabelle 2.

	Temp. 8—9° C.	Dann in 20—21° C. und gemessen		
	Beobachtungszeit 3—6 Stunden	nach 20—45 Min.	nach weiteren 40 Min. bis 2 Std. 20 Min.	nach weiteren 45 Min. bis 2 Std.
	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.	Zuwachs p. Std.
Nr. 1	0,19 %	2,33 %	1,62 %	0,93 %
» 2	0,31 »	1,87 »	0,95 »	0,70 »
» 3	0,32 »	1,65 »	2,04 »	1,04 »
» 4	0,35 »	0,95 »	1,32 »	1,34 »
» 5	0,15 »	1,21 »	0,81 »	1,05 »
» 6	0,14 »	1,04 »	0,82 »	1,13 »

Die Versuche wurden nicht gleichzeitig angestellt und die Messungen in verschieden langen Intervallen vorgenommen.

Combinationsbewegungen. Die durch Temperaturabfall erzielten Bewegungen werden natürlich, wenn sie mit anderweitig angestrebten Bewegungen in Conflict treten, entweder gehemmt oder gefördert. Reicht bei Crocus und Tulipa schon eine geringere Temperaturerhöhung aus, um eine durch Verdunklung inducirte, entgegengesetzt gerichtete Bewegung zu eliminiren, so vermögen umgekehrt Temperaturschwankungen die täglichen Bewegungen der Blüthen von Nymphaea alba, Oxalis rosea, Leontodon hastilis, Taraxacum officinale u. a. Compositen nicht aufzuhalten. Wohl aber wird das abendliche Schliessen dieser Blüthen durch eine Temperatursenkung, das Oeffnen am Morgen durch eine Temperaturerhöhung bedeutend beschleunigt. Es ist dieses Folge davon, dass sich gleichsinnig gerichtete Bestrebungen combiniren, und weil in diesen Blüthen in Folge der Nachwirkungsbewegungen und paratonischen Lichtwirkungen zu verschiedener Tageszeit ungleiche Bewegungsbestrebungen bestehen, influirt eine Temperaturschwankung nicht jederzeit in gleicher Weise auf den Bewegungsgang[1]. Waren solche Blüthen während des Tages durch Aufenthalt in einem 3—4° C. warmen Raume geschlossen gehalten, so öffneten sie sich Abends nach dem Erwärmen auf 17—22° C.[2]. Offenbar hängt dieses aber damit zusammen, dass nun erst Abends in den Blüthen Bewegungen realisirt werden, die des Morgens sich der niederen Temperatur halber nicht abspielen konnten.

Anderweitige Objecte. Eine erhebliche Senkung mit Steigerung der Temperatur führen die Blättchen von Oxalis acetosella aus[3], geringer, doch merklich, senken sich die Blätter von Hedysarum gyrans und, nach Ch. Darwin[4], von Averrhoa bilimbi. Nach meinen Erfahrungen scheint es sich bei den Blättchen von Oxalis acetosella wesentlich um eine Verschiebung der Gleichgewichtslage zu handeln.

Eine Verschiebung der Gleichgewichtslage durch entsprechende Aenderung der Wachsthumsthätigkeit in den antagonistischen Geweben ist wohl auch der Grund, dass manche ephemere Blüthen bei niedriger Temperatur sich nicht öffnen[5]. Von etwas anderer Bedeutung ist die § 10 (Bd. II) erwähnte Senkung von Blättern und Aesten beim Herabgehen der Temperatur unter den Gefrierpunkt. — In wie weit sich das Oeffnen und Schliessen der Antheren von Bulbocodium vernum und Alchemilla-Arten, das nach Mikosch[6] von Temperaturschwankungen abhängt, hier anreiht, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Historisches. Die einfache Beobachtung, dass Erwärmung das Oeffnen der Blüthen einer Anemone beschleunige, machte schon Cornutus[7]. Hofmeister[8] erzielte dann durch Temperaturschwankungen Bewegungen an Blüthen der Gartentulpe, und Royer[9] sprach mit Unrecht Wärme- und Feuchtigkeitszustände als allgemeine Ursache der Blüthenbewegung an. Die Bedeutung der Temperaturschwankungen und der Mechanismus wurde dann in meinen citirten Arbeiten näher dargelegt, in denen auch die weitere bezügliche Literatur mitgetheilt ist.

Beeinflussung durch äussere Verhältnisse.

§ 59. Um Bewegungsvorgänge zu ermöglichen, bedarf es, wie überhaupt zum Unterhalt der Thätigkeit in der Pflanze, gewisser äusserer Bedingungen, und sofern diese nicht in richtigem Ausmaass geboten, tritt ein Starrezustand

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 195 u. 206; Period. Bewegungen 1875, p. 133.
2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 197.
3) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 78; Period. Bewegungen 1875, p. 135.
4) Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 283.
5) Welche Bedeutung Licht und Temperatur beim Oeffnen ephemerer Blüthen haben, ist noch zu untersuchen. Einige Angaben sind in den in meinen Physiol. Unters., p. 161, citirten Arbeiten zu finden. Ferner sind zu beachten die Beobachtungen von Fritsch, Bot. Ztg. 1852, p. 897, und, hinsichtlich des Aufblühens der Gräser, von Askenasy, Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg 1879, p. 271.
6) Botan. Jahresb. 1878, p. 219.
7) Citirt bei Ray, Historia plantarum 1686, Bd. 1, p. 2.
8) Flora 1862, p. 516.
9) Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 355.

ein, aus dem die Pflanze, so lange sie nicht beschädigt wird, in den bewegungsfähigen Zustand zurückgeführt werden kann. Die bezüglichen allgemeinen Gesichtspuncte sind in § 27 (Bd. II) entwickelt, und es kann sich hier nur um Mittheilung einiger speziellen Thatsachen hinsichtlich der in Abschnitt 4 und 5 behandelten Reizbewegungen handeln. Da das Erlöschen dieser, insbesondere der durch Stoss auslösbaren Bewegungen von Mimosa pudica u. s. w., jederzeit leicht zu constatiren ist, so sind dieselben wohl geeignet, um die Grenzen zu bestimmen, innerhalb derer diese Thätigkeiten möglich sind. Nach den Erfahrungen an Mimosa pudica und einigen anderen durch Stoss reizbaren Pflanzen zu urtheilen, werden diese durch mechanischen Reiz veranlassten Bewegungen durch äussere Einflüsse durchgehends früher sistirt, als die nyctitropischen und die autonomen Bewegungen derselben Organe. Die Wirkung der äusseren Agentien ist zunächst eine locale, so dass z. B. nur die direct chloroformirten oder allein die ins Dunkle geführten Blätter von Mimosa ihre Reizbarkeit, resp. Bewegungsfähigkeit einbüssen.

Temperatur. Bewegungsfähigkeit ist durchgehends nur bei Temperaturgraden möglich, die sich innerhalb eines gewissen Minimum und Maximum halten, nach deren Ueberschreitung Kältestarre, resp. Wärmestarre eintritt. Nahe an diesen Grenzen ist die Reizbarkeit stark abgeschwächt, und bei einer zwischenliegenden optimalen Temperatur erreichen Empfindlichkeit und Bewegungsamplitude ihren höchsten Werth. Es gelten also dieselben Beziehungen wie hinsichtlich des Wachsens, und wie dieses, pflegt auch die Bewegungsfähigkeit der aus einem wärmeren Klima stammenden Pflanzen mit Senkung der Temperatur früher sistirt zu werden, als die der Pflanzen kälterer Zonen. Die nyctitropischen Bewegungen mancher einheimischen Pflanzen sind noch bemerklich, wenn das Thermometer nur einige Grade über Null zeigt[1]), dagegen verliert Mimosa pudica ihre Reizbarkeit, wenn die Temperatur unter 15° C. sinkt[2]). Die Angabe Nitschke's[3]), die Reizbarkeit der Drüsenhaare von Drosera rotundifolia erlösche schon bei 10° R., ist wohl kaum zutreffend.

Vorübergehende Wärmestarre trat in Versuchen von Sachs an Mimosa pudica bei 40° C. im Laufe 1 Stunde, bei 45° C. in $^1/_2$ Stunde, bei 49—50° C. in sehr kurzer Zeit ein[4]). Vielleicht ist es ein Erfolg plötzlichen Wechsels, dass Pflanzen, welche bei 40° C. noch reizbar waren, vorübergehend starr wurden, als sie in gewöhnliche Lufttemperatur kamen. Eine gewisse Erhebung des Blattstiels und eine partielle Schliessung der Blättchen erklärt sich als Folge der Verschiebung der Gleichgewichtslage mit höherer Temperatur.

Licht. Diesem Agens gegenüber stellen sich analoge Unterschiede wie hinsichtlich des Wachsens heraus, denn während die Organe gewisser Pflanzen

---

1) Bei Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 271) finden sich einige Beispiele für Erlöschen der Bewegungen bei niederer Temperatur.

2) Sachs, Flora 1863, p. 451. — Die bezüglichen Beobachtungen von Dutrochet sind hier citirt.

3) Bot. Ztg. 1860, p. 247. — Einige weitere Beobachtungen über das Temperaturminimum für andere Pflanzen sind in den im Abschnitt 4 u. 5 citirten Arbeiten von Kabsch, Morren u. A. zu finden. — Ueber autonome Bewegungen vgl. II, § 44.

4) Sachs, l. c., p. 453. — Einige Beobachtungen auch bei Bert, Mémoir. d. l'Académie d. Bordeaux 1866, p. 20.

mit Entziehung des Lichtes dunkelstarr werden, bewahren andere im Du
Bewegungsfähigkeit und Reizbarkeit. Beide gehen nach einiger Zeit i
Bewegungsgelenken im Dunkeln verloren, und das spezifisch differente l
bedürfniss gibt sich u. a. darin kund, dass Mimosa pudica schon in einem
gedämpften Licht starr wird, in welchem Oxalis acetosella bewegung
bleibt [1]. Wie seit Dutrochet [2] bekannt, tritt Dunkelstarre schneller in hö
als in niederer Temperatur an Mimosa pudica ein, und die Reizbarkeit
Pflanze pflegt früher als die Nachwirkungsbewegung der Tagesperiod
Dunkeln zu erlöschen. In genügender Temperatur kann übrigens nach 3—
gem Aufenthalt im Dunkeln alle Bewegungsfähigkeit ein Ende gefunden h
kehrt aber bald zurück, wenn die Pflanze dem Licht exponirt wird [3]
Biegungsfestigkeit der Gelenke an den eben dunkelstarr gewordenen Pf
ergibt noch denselben Werth, welcher sich alsbald nach der Verdunklung
stellte [4]. Die Stellung der dunkelstarren Organe pflegt nicht allzuviel vo
üblichen Tagesstellung abzuweichen. Dagegen sind die Staubfäden im Du
entfalteter Blüthen von Cynara scolymus reizbar, ebenso die im Dunkeln
wickelten Ranken (II, § 50), und bei Lichtabschluss erzogene Blüthen
Crocus reagiren normal auf Temperaturschwankungen [5].

Ueber die Wirkung farbigen Lichtes vgl. II, § 33 und Pfeffer, Period
wegungen 1875, p. 67.

Wassergehalt. Bei ungenügender Turgescenz erlischt, wie das Wac
auch die Bewegungsfähigkeit, und Mimosa pudica verliert ihre Empfindlic
gegen Stösse, ehe äusserlich sichtbar werdendes Welken eintrat [6]. Ausse
werden aber auch Schwankungen des Wassergehaltes in der Pflanze Bewegu
ursachen, indem einmal mit der durch Welken abnehmenden Biegungsfe
keit eine Senkung der Organe erfolgt und ferner antagonistische Gewebe
immer gleich schnell Wasser aufnehmen oder abgeben, und sich ausserdem
sinkender Turgescenz in ungleichem Grade verkürzen können. Letzteres
ja immer eintreten, wenn die Dehnbarkeit der antagonistischen Gewebe
schieden ist, und die Ausgleichung von Krümmungen an Ranken in Folge
molytischer Aufhebung des Turgors hat uns u. a. mit derartigen Fällen s
bekannt gemacht (vgl. II, § 49). Eine hin- und hergehende Bewegung ka
bei plötzlicher Wasserzufuhr in unvollkommen turgescente Organe häufig
Stande, und in der Tulpenblüthe erfolgt z. B. unter diesen Umständen ein
erhebliche Schliessungsbewegung [7].

Thatsächlich können also durch Schwankungen des Wassergehalts in
Pflanze sowohl Aenderungen der Gleichgewichtslage, als auch hin- und
gehende Bewegungen, und zwar in den durch Wachsthum und in den d
Variation sich bewegenden Organen, hervorgerufen werden. Da nun unter
in der Natur gegebenen Bedingungen der Wassergehalt in Landpflanzen Schw
kungen unterworfen ist, so werden auch die geeigneten Objecte derar
hydrometeorische Bewegungen ausführen, die, sofern die klimatischen Be

1) Sachs, Flora 1863, p. 499.
2) Recherches s. l. structure d. animaux et d. végétaux 1824, p. 86.
3) Näheres Sachs, l. c. 4) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 68.
5) Pfeffer, l. c., 1875, p. 64. 6) Sachs, Flora 1863, p. 500.
7) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 137.

gungen in einem gewissen Rhythmus sich wiederholen, periodisch werden und natürlich anderweitige angestrebte Bewegungen unterstützen oder ihnen entgegenarbeiten.

Eine zufriedenstellende Bearbeitung haben diese hydrometeorischen Bewegungen noch nicht gefunden, denn die Versuche von C. Kraus[1]) genügen nicht den an eine exacte Untersuchung zu stellenden Anforderungen. Uebrigens beobachtete dieser Forscher an vielen Blättern und Blüthen Bewegungen, die wenigstens theilweise durch Veränderung des Wassergehaltes in den bezüglichen Organen herbeigeführt wurden, und gleichen Ursprungs sind auch die Bewegungen an gewissen, wenn auch nicht an allen Blüthen, die Linné meteorische nannte. Eine Schliessungsbewegung, die bei Wassermangel häufiger eintritt, kommt auch einer Form von Porliera hygrometrica zu[2]), deren Blättchen sich geschlossen halten, so lange die Pflanze spärlich mit Wasser versorgt ist. Unter gleichen Umständen kommt eine gewisse Zusammenfaltung der Seitenränder der Blätter von Elymus arenarius und einiger anderen Gramineen zu Stande[3]).

Die in diesem Abschnitt behandelten, durch Licht- und Temperaturwechsel erzeugten Bewegungen hängen von dem Wechsel des Wassergehaltes in der Pflanze nicht ab, mit dem allerdings die Bewegungsfähigkeit sich ändert. Die fraglichen Bewegungen dauern deshalb auch im dampfgesättigten Raume und unter Wasser fort, sofern nicht hierdurch die Sauerstoffzufuhr zu sehr eingeschränkt wird. Letzterer Umstand dürfte wohl auch die Ursache sein, dass die Bewegungen von Mimosa pudica und Trifolium incarnatum, zumeist auch die der Blüthen, nach Injection der Intercellularräume mit Wasser erlöschen. In dieser Hinsicht verhalten sich aber nicht alle Organe gleich, da die mit Wasser injicirten Blättchen von Oxalis acetosella und die Staubfäden der Cynareen, sowie die Ranken bewegungsfähig bleiben[4]).

Die Nothwendigkeit des Sauerstoffs ergibt sich aus den in § 74 (Bd. I) erwähnten, namentlich von Dutrochet[5]) und Kabsch[6]) angestellten Versuchen, die beide ihre Beobachtungen im luftverdünnten Raume, Letzterer auch in indifferenten Gasen, anstellten. Es ist auch in § 74 (Bd. I) mitgetheilt, dass sogleich mit der Verdrängung des Sauerstoffs durch Kohlensäure die Reizbarkeit erloschen ist, also nicht ein Zustand präparirt wird, der nach Entziehung des Sauerstoffs eine einmalige Auslösung gestattet. In dieser Hinsicht verhalten sich die bisher untersuchten Pflanzen anders als der thierische Muskel, welcher auch in einem sauerstofffreien Raum durch Reize zum Zucken gebracht werden kann. Die Reizbewegung, welche Kabsch an Mimosa, Staubfäden von Berberis

---

1) Flora 1879, p. 11.

2) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 285 u. 352. Aus dem ungleichen Verhalten verschiedener Formen dieser Art erklären sich auch die widersprechenden Angaben über den Einfluss von Feuchtigkeit auf die Blättchenbewegungen dieser Pflanze.

3) Ch. Darwin, l. c., p. 352; Douval-Jouve, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 326. — Historisches hinsichtlich dieses Themas ist aus den Angaben in meinen Physiol. Unters., p. 162, u. in Period. Bewegungen, p. 164, zu entnehmen. Ueber hygroskopische Bewegungen vgl. II, § 60.

4) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 75, 98, 158. — Ueber Ranken vgl. II, § 49.

5) Mémoires, Brüssel 1837, p. 186 u. 259.

6) Bot. Ztg. 1862, p 341. — Vgl. auch Sachs, Flora 1863, p. 501.

u. s. w. während der Evacuation oft eintreten sah, ist offenbar nur Folge der Veränderung äusserer Bedingungen, wodurch, wenn der Wechsel schnell genug geschieht, öfters eine Reizbewegung ausgelöst wird[1]). Uebrigens nehmen die starr gewordenen Organe im Allgemeinen eine der normalen Tagstellung ähnliche Lage ein.

Nach den Versuchen von Kabsch muss die Sauerstofftension sehr weit herabgemindert werden, um die Bewegungsfähigkeit aufzuheben. Denn Mimosa pudica war bei einem Luftdruck von 15mm noch etwas reizbar, aber nicht mehr bei 2—3mm Druck, und die Verdünnung musste auf 5 Linien getrieben werden, um die nyctitropischen Bewegungen der Blüthen von Bellis perennis sowie der Blättchen von Oxalis acetosella zu verhüten[2]). Mit gesteigerter Sauerstofftension erlischt endlich, wie das Leben, auch die Bewegungsfähigkeit der Pflanzen (I, § 72). Nach Kabsch (l. c., p. 348) werden die Staubfäden von Berberis schon bei gewöhnlichem Luftdruck in reinem Sauerstoff unempfindlich und getödtet.

Aether, Chloroform. Durch Dämpfe dieser Körper wird, wie schon lange bekannt, die Reizbarkeit von Mimosa pudica, der Staubfäden von Berberis sistirt und ähnlich scheinen sich auch die anderen durch Stoss reizbaren Pflanzen zu verhalten[3]), wenigstens wurde ein gleicher Erfolg u. a. mit Dionaea muscipula[4]), den Narben von Bignonia, Catalpa[5]) u. a., den Staubgefässen der Cynareen erzielt. Auf die gegen Contact empfindlichen Objecte scheint indess Aether und Chloroform nicht gleichartig zu wirken, denn die Reizbarkeit der Ranken wird nach Darwin[6]) durch Aether nicht aufgehoben, und auf die Drüsenhaare am Blatte von Drosera wirken Aether und Chloroform nicht so sicher, da nur in einem Theil der Versuche Sistirung der Reizbarkeit beobachtet wurde[7]).

Wie schon früher bemerkt, dauern die täglichen Bewegungen von Mimosa pudica fort, während die Reizbarkeit durch Aether oder Chloroform sistirt ist und überhaupt scheinen nyctitropische und autonome Bewegungen erst merklich afficirt zu werden, wenn durch verstärkte Wirkung jener Körper eine das Leben benachtheiligende Beeinflussung beginnt[8]). Es steht übrigens dieses mit der Erfahrung in Einklang, dass auch durch andere Eingriffe die Empfindlichkeit gegen mechanische Reize früher erlischt als die anderen Bewegungsvorgänge[9]).

Die erste Einwirkung von Chloroform bewirkt zuweilen die Auslösung einer Reizbewegung, und abgesehen hiervon, werden gewisse Stellungsänderungen der empfindlichen Organe durch Chloroformiren herbeigeführt. Bei Mimosa

---

1) Die Ausdehnung der eingeschlossenen Luft bewirkt beim Evacuiren, wenigstens a. Blüthen, keine auffallenden Beugungen. Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 206.

2) Kabsch, l. c., p. 345 u. 356.

3) Aeltere Lit. bei Göppert, De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio, 18[illegible]. Marcet, Biblioth. univers. d. Génève, Archiv 1848, Bd. 60, p. 204.

4) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 275.

5) Heckel, Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 702.

6) Kletternde Pflanzen 1876, p. 138.

7) Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 197; Heckel, Compt. rend. 187[illegible], Bd. 82, p. 525.

8) Bert, Mémoires d. l'Académie d. Bordeaux 1866, p. 30, für Mimosa; Heckel, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 856 u. 985, für Staubgefässe von Ruta; Darwin, Kletternde Pflanzen 1876, p. 138, für Nutation d. Ranken.

9) Vgl. auch Claude Bernard, Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1878, 1, p. 255.

pudica nimmt, während der primäre Blattstiel in Folge des Einflusses von Chloroform sich ein wenig hebt, die Biegungsfestigkeit in den Gelenken etwas zu[1]).

Aehnlich wie Chloroform wirken auch noch manche andere Körper, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann. Versuche über die Wirkung anderer Körper sind in einigen der citirten Schriften mitgetheilt.

Elektrizität. Offenbar durch mechanische Wirkung veranlassen Inductionsströme verhältnissmässig leicht eine Reizbewegung von Mimosa pudica, Staubfäden der Cynareen, von Berberis u. a.[2]), während sie auf die durch Contact reizbaren Objecte nur bei kräftiger Wirkung einen Einfluss haben, wie Hofmeister[3]) in Versuchen mit Ranken von Passiflora rubra und Bryonia dioica fand. Constante galvanische Ströme scheinen nicht auf die reizbaren Organe zu influiren, und so mögen die beobachteten Effecte überhaupt nur Folge der mechanischen Wirkung sein, durch die, bei hoher Intensität der Inductionsschläge, auch der Tod der Pflanzentheile herbeigeführt werden kann.

Verschiedene Angaben von Kabsch über die Wirkung des mit einem Ruhmkorff'schen Apparat gewonnenen Inductionsstroms bedürfen weiterer Controle und Aufhellung. So die Beobachtung, nach welcher schon ein schwacher Inductionsstrom die unter 22° C. bewegungslosen Seitenblättchen von Hedysarum gyrans wieder in Bewegung setzen soll. Ferner die Mittheilungen über die Wirkung des Stromes auf das Gynostemium von Stylidium adnatum, welches übrigens, wie früher mitgetheilt (II, § 42), nur autonome Bewegungen ausführt.

Abschnitt VI. Oeffnungs- und Schleuderbewegungen.

§ 60. Die Bewegungen, durch welche das Oeffnen von Früchten, Sporangien, Sporenschläuchen, Archegonien, Antheridien u. s. w. vermittelt, sowie das Ausstreuen von Samen, Sporen und anderen Fortpflanzungsorganen erzielt wird, sind allerdings biologisch bedeutungsvoll, doch können die mannigfachen den besagten Zwecken dienstbaren Einrichtungen hier nicht geschildert werden, und müssen wir uns darauf beschränken, die mechanischen Mittel im Allgemeinen anzudeuten. Auch in dieser Hinsicht macht auf Vollständigkeit das Folgende keinen Anspruch, in welchem nur einzelne concrete Fälle als Beispiele herangezogen werden konnten.

Die Oeffnungs- und Schleuderbewegungen kommen allgemein durch Spannungsverhältnisse zu Stande, indem durch plötzliche Ausgleichung von Spannungen die Schnellkraft zum Fortschleudern von Samen, Sporen u. s. w.

---

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 65. — Ueber die erwähnten Stellungsänderungen geben die oben citirten Arbeiten Aufschluss.

2) Kabsch, Bot. Ztg. 1861, p. 358. — Beobachtungen an Cynareenstaubfäden auch bei Cohn, Abhandlg. d. schlesischen Gesellschaft für vaterl. Cultur 1861, Heft 1, p. 21. — Neuere Beobachtungen an Mimosa, Blondeau, Compt. rend. 1867, Bd. 65, p. 304. Aeltere Literatur bei Treviranus, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 710.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 313. — Mit negativem Resultat stellte Nitschke (Bot. Ztg. 1860, p. 229) Versuche an Drosera rotundifolia an. Ebenso wirkte in Versuchen Mohl's (Ranken- u. Schlingpflanzen 1827, p. 70) ein constanter Strom nicht auf Ranken.

Die zum Zerreissen und Fortschleudern führenden Span
n nun entweder durch Expansions- und Wachsthumskräfte in l
ewebeb ausgebildet oder entstehen erst mit dem Absterben der O
ens einzelner Zellcomplexe. Auf diese Weise wird u. a. das
erst mit dem Trocknen sich öffnenden Früchte herbeigeführt
n sind überhaupt die Bewegungen, welche mit dem Absterben
ocknen eintreten. Denn verkürzen sich mit Verlust des Turgors ein
relativ stärker, so werden die Spannungsverhältnisse modificir
ell Bewegungen herbeigeführt, die auch durch ferneren Verlust de
nswassers in todten Geweben zur Geltung kommen können, sei es
die Ursache in Gewebespannung oder in Schichtenspannung (II, §
er in beiden gleichzeitig begründet ist.

Die durch Absterben und hygroskopische Eigenschaften erzielten B
gungen sind allerdings nicht mehr Aeusserungen der Lebensthätigkeit, j
theilweise biologisch bedeutungsvoll und dienen zuweilen, so beim Aufspri
Früchten, zu demselben Zwecke, der bei anderen Pflanzen durch Span
in lebendigen Organen erreicht wird. Auf die Oeffnungsbewegung
hen Früchten, von Sporangien, Sporenschläuchen u. s. w. folgt übri
fach, und zuweilen sogleich, das Absterben des Behälters, der mit En
ng des Inhalts seine Function im Dienste des Organismus vollbrachte.
urch Spannungen in lebendigen Organen und das durch Absterben er
Oeffnen und Fortschleudern von Organen führt naturgemäss der Regel nach
zu einer einmaligen Bewegung, in der die wirkenden Spannkräfte aufgebra
werden. Dagegen wiederholen sich die hygroskopischen Bewegungen t
Organe mit Entziehung und Zufuhr des Imbibitionswassers, und werden d
gemäss periodisch, wenn der Wechsel äusserer Verhältnisse in einem gewi
Rhythmus Modificationen des Imbibitionszustandes herbeiführt.

Die durch Absterben und Hygroskopicität herbeigeführten Bewegungen wurden t
weise schon von de Candolle[1]), namentlich aber von Dutrochet[2]) von den Bewegung
lebensthätigen Organen unterschieden. Der letztgenannte Forscher erklärte auch in
Grundzügen richtig den Mechanismus der Oeffnungs- und Schleuderbewegungen, d
nähere Kenntniss durch die verschiedenen, weiterbin citirten Arbeiten anderer For
gewonnen wurde.

Zur Erläuterung der nach Habitus und Zweck mannigfach verschiede
Oeffnungs- und Schleuderbewegungen, welche durch Ausgleichung von
webe- und Turgorspannung in lebendigen Organen erzielt werden, mögen
gende Beispiele dienen.

Einen Fall, in dem die Ausgleichung der Spannung durch Anhaften u
Einklemmen der betreffenden Organe gehemmt wird und mit Ueberwind
der Hemmung eine schnellende Bewegung zu Stande kommt, bieten die Sta
gefässe von Parietaria, Urtica und vielleicht aller Urticeen, ferner auch die Sta
gefässe von Spinacia, Atriplex und einigen anderen Pflanzen. Die Staubgef
der Urticeen sind bogenförmig nach Innen gekrümmt, so dass die Anthere

1) Pflanzenphysiol. 1833, Bd. 1, p. 18. 2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 2[illegible]

ihrer Vorderseite gegen die Basis des Staubfadens, mit ihrer Hinterseite gegen den Fruchtknoten gepresst ist (wo letzterer fehlt, sind die Antheren gegen einander gepresst). Das Filament strebt aber, vermöge der in ihm bestehenden Spannung, sich gerade zu strecken, und schnellt deshalb, wenn die Hemmung überwunden wird, wie eine zusammengebogene Feder plötzlich in die angestrebte Lage, wobei aus den zugleich sich öffnenden Antheren der Blüthenstaub hinweggeschleudert wird. Die besonders auf Compression der Vorderseite des Staubfadens beruhende Spannung entsteht allmählich während der Ausbildung der Staubgefässe. Die nöthige Hemmung ist durch Einklemmen der bogenförmig gekrümmten Staubgefässe zwischen Perigon und Fruchtknoten erreicht, und durch diese Pressung wird zugleich ein gewisses Anhaften der Anthere an das Filament erzielt, dessen basaler Theil in eine Furche des Staubfadens passt. Vermöge dieses Anhaftens erfolgt die Schnellbewegung nicht sogleich, wenn einzelne Staubgefässe vorsichtig aus der Blüthe entfernt werden, stellt sich aber nach einiger Zeit ein, da dieses Haften allein nicht zu dauernder Hemmung ausreicht[1]. Mit der Zeit wird freilich auch die Hemmung in der intakten Blüthe überwunden, und ohne äussere Veranlassung erfolgt das Hervorschnellen der eine Wolke von Blüthenstaub verbreitenden Staubgefässe. Begreiflicherweise können aber mechanische und verschiedene andere Eingriffe eine vorzeitige Aufhebung der Hemmung erzielen und bewirken, dass gleichzeitig viele Staubgefässe explodiren.

Eine sich freilich wiederholende Schnellbewegung obiger Art bietet, wie früher (II, p. 192) mitgetheilt, das Gynostemium von Stylidium adnatum. Ferner gehört u. a. hierher das Hervorschnellen des Schiffchens der Blüthe von Indigofera[2], dessen angestrebte Bewegung durch die angepressten beiden Flügel der Blüthe gehemmt wird. Ebenso kommt offenbar durch Ausgleichung von Spannungen das mit merklichem Geräusch verknüpfte plötzliche Aufspringen der Blüthen von Stanhopea oculata zu Stande[3].

In anderen Fällen führen die durch Wachsthumsvorgänge gewonnenen Spannungen zu Zerreissungen, wie u. a. in den Früchten von Impatiens noli tangere und Balsamina, Cardamine hirsuta, Cyclanthera-Arten, die endlich von selbst oder bei leichtem Druck sich öffnen und dabei die Samen mehr oder weniger weit wegschleudern. Bei Impatiens rollen sich hierbei bekanntlich die abgelösten Fruchtklappen plötzlich uhrfederartig nach Innen, bei Cardamine hirsuta aber umgekehrt, und nach Aussen schlagen sich auch mit ansehnlicher Kraft und merklichem Geräusch die Fruchtklappen von Cyclanthera.

Bei Momordica elaterium löst sich dagegen zur Zeit der Reife der Fruchtstiel wie ein Stöpsel von dem basalen Theil der Frucht, und zugleich werden aus der entstandenen Oeffnung die Samen mit einer schleimigen Flüssigkeit hervorgespritzt. Bewirkt wird dieses, wie Dutrochet[4] richtig erkannte, durch

---

1) Dieses Anhaften wurde zuerst von Askenasy nachgewiesen. Im Uebrigen war der Mechanismus schon längst richtig gedeutet. Näheres und Literatur ist bei Askenasy nachzusehen (Verhandlg. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg 1879, N. F. Bd. 2, p. 274).

2) De Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd 1, p. 12.

3) Pfitzer, Beobachtungen über Bau u. Entwicklung d. Orchideen 1877, p. 12, Separatabzug aus Verhandlg. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, Bd. 2, Heft 1.

4) Mémoires, Brüssel, 1837, p. 229. Auch Impatiens wurde von diesem Forscher unter-

an der Spitze entw
... sich ein dec
... das öft
...er Structur von de.
... Näher
... in gegeben
... der Membran an
... der Turgorspan.
... wird.
... für die Ejacul
... an der Spitze d
... durch verschiede
... unter sich verke
... werden nicht in all
... mit einer Explosior
... bei Sphaeria sei
... successive Entleerung
... durch eine sich
... wurde, der
... nachdem der Tu
... hatte Fig. 32. I
... Entleerungen spielt
... der Schla
... indem eben h
... 32 C ...
... zunächst die äusserste cuticu

... genannten Pflanzen bei

Zellhautschicht, und dann streckt sich sehr schnell die Innenwandungsschicht bis auf das Doppelte der bisherigen Länge (Fig. 32) [1]. Nachdem so die Sporenschläuche bis in oder über die Mündung des Peritheciums geführt sind, erfolgt dann die Entleerung der Sporen, und die hiermit sich verkürzenden Asci ziehen sich in das Innere des Peritheciums zurück [2].

Auf ähnliche Weise wie die beschriebene Entleerung der Asci, kommt auch das Fortschleudern des Sporangiums von Pilobolus crystallinus zu Wege, das nach Coemans bis zu 105 cm hoch getrieben werden kann. Das Sporangium sitzt auf einem einzelligen Träger, welcher mit der Ablösung jenes ein Loch erhält, aus welchem die Flüssigkeit hervorschiesst, welche das Sporangium fortschleudert [3]. Aehnlich ist auch die Einrichtung, durch welche die Sporen von Empusa fortgetrieben werden [4].

In wesentlich ähnlicher Weise wie die Entleerung der Asci kommt ferner, so weit die vorliegenden Thatsachen ein Urtheil gestatten, z. B. die Entleerung von Zoosporen, von Spermatozoiden, des Inhalts im Halscanal der Archegonien zu Stande. Uebrigens tritt nicht in allen Fällen ein actives Hervorschleudern ein, das ja z. B. auch bei den Sporen fehlt, die durch Verwesung des Ascus in Freiheit gesetzt werden. Uebrigens soll hier der Mechanismus der Entleerung von Zoosporen, Antheridien u. s. w. nicht weiter discutirt werden [5].

Von den zahlreichen, durch Absterben und Hygroskopicität erzielten Bewegungen, sei hier erinnert an das Oeffnen vieler, erst mit dem Trocknen aufspringenden Früchte [6] und an das Oeffnen vieler Antheren [7], die sich, wie auch die Früchte, mit Wasserzufuhr wieder ganz oder theilweise schliessen. Weiter zählen hierher die an dem Hüllkelch der Blüthenköpfchen von Helichrysum, Carlina u. a. jederzeit herbeiführbaren Bewegungen, die jenen mit Wasser-

---

1) Aus Rissen der Cuticula treten auch die Fäden hervor, welche sich an Drüsenhaaren der Blätter von Dipsacus im Wasser ausbilden. Es scheinen dieselben übrigens Producte einer Zellhautmetamorphose zu sein, durch die ja an Drüsenhaaren Harze, Schleimstoffe u. a. Stoffe gebildet werden, und die eigenthümlichen Bewegungen kommen vielleicht in analoger Weise zu Stande, wie die Bewegungen der sogen. Myelinformen. — Vgl. Cohn, Bot. Ztg. 1878, p. 122; Fr. Darwin, Journal of microscop. science 1877, Bd. 17, p. 245, u. 1878, Bd. 18, p. 73.

2) Uebrigens werden nicht aus allen Perithecien die Sporen auf diesem Wege geschafft. Vgl. de Bary und Zopf, l. c.

3) Näheres u. Lit. bei de Bary, l. c., p. 145. Von jüngeren Arbeiten vgl. van Tieghem, Bullet. d. l. soc. bot. de France 1875, p. 274.

4) Brefeld, Unters. über die Entwicklung d. Empusa muscae u. radicans 1871, p. 24 u. 32.

5) Einiges findet sich bei de Bary, l. c. Ausserdem sind Beobachtungen in verschiedenen Schriften über Algen, Farnkräuter u. s. w. mitgetheilt. Vgl. u. a. Strasburger, Wirkung des Lichtes u. der Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 14; Walz, Bot. Ztg. 1874, p. 689. — Cornu's Erörterungen (Compt. rend. 1877, Bd. 85, p. 860) erhellen den Mechanismus der Entleerung nicht weiter. Bei dieser spielt allerdings das Protoplasma jedenfalls eine Rolle, schon weil der Turgor von ihm abhängt und durch die Lebensthätigkeit die Zellwand diejenigen Aenderungen erfährt, welche zu deren Zerreissung führen. Man begreift deshalb auch, warum mit Abschluss des Sauerstoffs die Entleerung von Zoosporen und Antheridien unterbleibt.

6) Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 236; Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 245; Steinbrinck, Unters. über die anatom. Ursachen d. Aufspringens d. Früchte, Bonn 1873 (Dissertation).

7) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 62; Chatin, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 644.

ı Oeffnen, mit Vermehrung der Imbibition zum Schliess
ind solche hygroskopische Bewegungen auffallend an de
u mancner Früchte und Samen, an der bekannten Rose von Jeric
› hierochuntica)[2], an Blättern und Peristomen vieler Laubmoose
sehr hygroskopischen Schleudern der Sporen von Equisetum.
ehende Bewegungen führen mit dem Absterben und in Folge v
ınderungen u. a. aus die Seten der Früchte von Funaria und
.. Moosen[3], die Fäden von Erineum[4], die Hyphen von Peron
enen durch diese Bewegungen die Sporen bei Seite geschleudert
rner kommen Torsionen an den Grannen gewisser Gräser[6], an den
ortsätzen von Erodium[7] zu Wege, die bei dieser Pflanze, sowie bei Sti
bei dem Einbohren der Früchte in den Boden von Bedeutung sind[8].

Auch das Fortschleudern der Sporangien von Sphaerobolus stellatu
hl durch Spannungen bewirkt werden, welche mit dem Absterben
lichen Gewebe sich ausbilden[9].

Aeussere Verhältnisse influiren natürlich mehr oder weniger auf Ausbil
Auslösung der Spannungen. So wird begreiflicherweise eine endlich von selbst e
Bewegung durch Stoss, Erschütterung, überhaupt durch Eingriffe, welche Spannu
ficationen erzielen, vorzeitig veranlasst werden.

Zufuhr oder Entziehung von Wasser hat selbstverständlich in den auf Turge
in den auf hyproskopischen Eigenschaften beruhenden Bewegungen eine verschi
deutung. Denn während Wasserzufuhr die Spannungen in turgescenten Geweber
können die Spannungen mit dem Wasserverlust zunehmen, wenn Oeffnungs- un
derbewegungen durch hygroskopische Eigenschaften bedingt sind. Uebrigens b
ein leichtes Abtrocknen auch aus noch nicht näher ermittelten Gründen die Ejacul
Sporen aus Schläuchen[10].

Die Temperatur beeinflusst natürlich auch und zwar insbesondere die von vi
gängen abhängigen Bewegungen, da ja die Turgescenz bei allzu niederer Tempe
nimmt. Indess werden nach Beobachtungen von Kjellman[11], G. Kraus[12], Dodel[13]
sporen mancher Algen noch bei Null oder selbst etwas unter Null entleert, doch l
auch schon Thuret den hemmenden Einfluss höherer, offenbar das Optimum üb
tender Temperaturgrade. Uebrigens scheint auch der Act der Temperaturerhöhu
Einfluss ausüben zu können, wenigstens beobachtete Dodel Frühgeburten von Schw
als er eingefrorene Fäden von Oedogonium aufthaute.

Beleuchtung scheint im Allgemeinen das Fortschleudern von Sporangien und
sowie die Entleerung von Zoosporen zu begünstigen. So werden die Sporangien v
bolus crystallinus am Licht früher als im Dunkeln abgeworfen, und Beleuchtung v
kelculturen verursacht sehr schnell das Fortschleudern der Sporangien[14], und r

---

1) Dutrochet, l. c.; Detmer, Journal f. Landwirthschaft 1879, Bd. 27, p. 111.
2) De Candolle, Pflanzenphysiol., Bd. 2, p. 246.
3) Wichura, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 198.
4) Cramer in Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 3, p. 28.
5) De Bary, l. c., p. 187. 6) Wichura, Flora 1852, p. 52.
7) Hanstein, Bot. Ztg. 1869, p. 526.
8) Vgl. Hanstein, l. c., u. Fr. Darwin, Transact. of the Linnean Soc. of Lond
II ser., Bd. 1, p. 149.
9) Pitra, Bot. Ztg. 1870, p. 701.
10) De Bary, Morphologie u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866, p. 142.
11) Bot. Ztg. 1875, p. 771. 12) Ebenda 1875, p. 771.
13) Ebenda 1876, p. 178. — Vgl. auch die Angaben bei Strasburger, Wirkung d.
u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 14.
14) Nach Coemans und nach Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 290.

nach G. Kraus[1]) die stärker brechbaren Strahlen die wirksamsten. Auch wird nach Coemans[2]) die Ejaculation der Sporen von Ascobolus furfuraceus durch Licht beschleunigt. Nach den Beobachtungen von A. Braun[3]), Thuret[4]), Strasburger[5]) wird die Entleerung der Schwärmsporen verschiedener Algen durch Beleuchtung begünstigt und z. Th. am Licht vollständiger als im Dunkeln ausgeführt. Doch ist bisher kein Fall bekannt, dass die Entleerung im Dunkeln überhaupt unterbleibt, und bei manchen Algen scheint die Beleuchtung nur geringen Einfluss zu haben[6]).

Kapitel VII.

Richtungsbewegungen.

§ 61. Die Glieder einer Pflanze nehmen naturgemäss eine den obwaltenden Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage an, nach der sie zurückstreben, wenn sie gewaltsam in andere Stellungen gebracht werden, und so lange Bewegungsfähigkeit gegeben ist, pflegt auch die alte Gleichgewichtslage, nöthigenfalls mit Hülfe von Torsion oder Winden, erreicht zu werden. Durch diese Richtungsbewegungen wird also eine Pflanze oder ein Pflanzenglied in eine fixe Gleichgewichtslage geführt, um die es aber schwingende Bewegungen (autonome Oscillationen, nyctitropische Bewegungen u. s. w.) ausführen kann, auf welche in diesem Kapitel keine besondere Rücksicht genommen wird. Mit den Richtungsbewegungen lernen wir zugleich die Ursachen kennen, durch welche den Gliedern einer Pflanze die bekanntlich sehr verschiedene räumliche Orientirung aufgedrängt wird.

Die Achsenrichtung der Organe ergibt sich im Allgemeinen als Resultante aus verschiedenen Factoren, die entweder autonomen Ursprungs sind oder durch äussere Agentien veranlasst werden. Die spezifischen Eigenschaften, so auch die spezifische Reactionsfähigkeit der Organe bringt es natürlich mit sich, dass in dem einen Falle ein Factor wesentlich maassgebend ist, dem in einem andern Falle keine oder nur eine zurücktretende Bedeutung in den Richtungsbewegungen zukommt.

Als äussere Ursachen von Richtungsbewegungen spielen besonders häufig Licht und Schwerkraft eine Rolle, ferner können mechanische Zug- und Druckkräfte, Contactreize, Feuchtigkeit, Temperaturverhältnisse, vom Substrat ausgehende richtende Wirkungen und zwar zuweilen bedeutungsvoll eingreifen.

---

1) Bot. Ztg. 1876, p. 507. 2) Vgl. de Bary, l. c., p. 142.
3) Verjüngung 1851, p. 237.
4) Annal. d. scienc. naturell. 1850, III sér., Bd. 14, p. 247. 5) L. c., p. 15.
6) Vgl. Walz, Bot. Ztg. 1868, p. 497; Dodel-Port, ebenda 1876, p. 177; Rostafinski u. Woronin, ebenda 1877, p. 667.

Die Reactionsfähigkeit wird natürlich durch die spezifischen inneren Qualitäten bestimmt, vermöge derer auch Sprossungen eine gewisse Neigung gegen das mütterliche Organ anzunehmen streben. So bilden Seitenäste, Seitenwurzeln, Blätter, Haare u. s. w. einen bestimmten Eigenwinkel mit den Tragachsen, der übrigens nur dann ungetrübt hervortritt, wenn andere Factoren nicht richtend eingreifen, in welchem Falle sich eben eine resultirende Stellung der Organe ergibt. Die Eigenrichtung ist aber ein mitwirkender, unter Umständen wesentlich entscheidender Factor, und ein Erfolg der Eigenrichtung ist es auch, dass, bei Ausschluss anderer richtender Ursachen, Stengel und Wurzel geradlinig fortwachsen, und mehr oder weniger genau Hauptwurzel und Hauptachse der Keimpflanze einen Winkel von 180° miteinander bilden.

Der Eigenwinkel kann, wie andere Qualitäten des Organismus, mit den Entwicklungsstadien sich ändern und den mit diesen verbundenen Stellungsänderungen entspringen autonome Bewegungen, welche die Gleichgewichtslage der Organe modificiren (II, § 42, 43). Mit der Entwicklung schwankt auch die Receptivität der Organe, die demgemäss, trotz Constanz äusserer Verhältnisse inducirte (paratonische) Receptionsbewegungen ausführen. Beispiele für die mit der Entwicklung veränderliche Reactionsfähigkeit sind in den vorigen Kapiteln und in den folgenden Paragraphen mehrfach angeführt, und es genügt hier darauf hinzuweisen, dass nicht wenige anfänglich horizontal wachsende Rhizome weiterhin in durch geotropische Krümmung sich vertical erhebende Laubsprosse übergehen, dass zuweilen der anfänglich positive Heliotropismus von Organen fernerhin einem negativen Heliotropismus Platz macht.

Die äusseren Agentien kommen für die Richtungsbewegungen, wie überhaupt für die Bewegungs- und Wachsthumsvorgänge, in mehrfacher Hinsicht in Betracht. In § 27 und im Kap. VI (Bd. II) ist schon hervorgehoben, dass eine gewisse Temperatur, ein genügender Wassergehalt, überhaupt ein richtiges Ausmaass einer Anzahl Factoren, zuweilen auch des Lichts, Bedingungen für Herstellung und Unterhaltung des reactionsfähigen Zustandes ist, ebenso wurde auch schon bemerkt, dass die Richtung der Bewegung entweder durch die Angriffsrichtung des äusseren Agens bestimmt oder hiervon unabhängig ist, und es überhaupt eines einseitigen Angriffs zur Erzielung von Bewegung nicht immer bedarf. Bekanntlich sind Geotropismus, resp. Heliotropismus von der Angriffsrichtung der Schwerkraft, resp. des Lichts abhängige Bewegungen, ebenso die durch Contactreiz und hygrometrische Differenz erzielten Krümmungen von Wurzeln.

Beleuchtung kann ferner die Ursache von Richtungsbewegungen werden, indem Organe im Dunkeln eine andere fixe Gleichgewichtslage als im Licht bei übrigens allseitig gleichmässiger Beleuchtung, annehmen. Wenn nun mit steigender Beleuchtung die fixe Gleichgewichtslage sich ändert, und einseitiger Lichteinfall zugleich heliotropische Krümmung erzeugt, werden also gleichzeitig zwei Bewegungen durch dasselbe äussere Agens hervorgerufen[1]. Das ist u. a. auch der Fall bei gesteigerter Centrifugalkraft, die analog wie die Schwerkraft auf die Pflanze wirkt. Denn einmal wird mit dem Gewicht der Pflanzen-

1) Vgl. II, § 58 u. 59. Auch mit der Temperatur (§ 59) kann sich u. a. die Gleichgewichtslage ändern.

theile das mechanisch wirksame statische Moment vermehrt, und zugleich nimmt mit der auslösenden Wirkung, übrigens in einem unbekannten Verhältniss, die geotropische Krümmungskraft zu. Analog wird auch ein Druck gegen eine Wurzelspitze gleichzeitig als auslösendes Agens und mechanisch wirksam sein, und die auf letztere Weise erzielte Krümmung kann natürlich mit steigendem Drucke erhebliche Werthe erreichen.

Wirkt ein äusseres Agens gleichzeitig in doppeltem Sinne, so ist der Antheil, welcher den besonderen Bewegungsursachen in dem sichtbar werdenden Erfolge zufällt, keineswegs immer leicht zu bestimmen, und in den bisherigen Untersuchungen häufig nicht oder nur mangelhaft auseinandergehalten worden. Das gilt auch hinsichtlich des Lichtes, dessen zweifache oben angedeutete Wirkung für die Richtungsbewegungen dorsiventraler Organe häufiger in Betracht kommt. Indem wir nun, dem üblichen Sprachgebrauch folgend, als Heliotropismus die durch einseitigen Lichtangriff erzeugten und in ihrer Richtung hiervon abhängigen Bewegungen bezeichnen, sollen die durch sinkende oder fallende, übrigens allseitig gleichmässige Beleuchtung erzeugten Bewegungen photonastische genannt werden. Diese Bewegungen sind eine Folge der mit der Helligkeit veränderlichen relativen Wachsthumsthätigkeit der antagonistischen Gewebe, also besondere Fälle von Epinastie oder Hyponastie [1]), wie im Näheren nöthigenfalls durch Photoepinastie [2]) und Photohyponastie bezeichnet werden kann.

Bei gleichzeitiger Wirkung zweier oder einiger Factoren ergeben sich resultirende Bewegungen. Hierbei ist aber, wie im § 27 (Bd. II) erörtert wurde, zu beachten, dass mit den innern Dispositionen die Reactionsfähigkeit modificirt sein kann, und wie z. B. das Ausmaass von Wärme und Wasservorrath auf die Ausgiebigkeit von Krümmungen Einfluss hat, mag u. a. der durch einseitige Wirkung des Lichtes erzielte Zustand die Reactionsfähigkeit gegen Schwerkraft oder andere Agentien in etwas verändern, und eine solche durch einen äusseren Eingriff veranlasste Variation der Reactionsfähigkeit ist es ja auch, wenn nach Decapitiren des Hauptstamms dieser durch einen sich stärker geotropisch krümmenden Seitenast ersetzt wird (II, § 38). Immerhin ist es erlaubt, von resultirenden Bewegungen zu sprechen, wenn auch z. B. beim Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus Licht nicht mechanische Krümmungsbestrebungen von derselben Intensität veranlassen sollte, wie es bei Ausschluss der geotropischen Wirkung der Fall sein würde. Wir lassen hierbei die Fälle ausser Acht, in denen Dorsiventralität durch äussere Einflüsse inducirt und demgemäss die Reactionsfähigkeit beeinflusst wird. Uebrigens ist aus Bd. II, § 39 zu ersehen, dass es sich bei der Induction um nur vorübergehende oder um inhärente Vorgänge und Zustände handelt [3]).

Pflanzenglieder, die sich unter normalen Verhältnissen vertical stellen, nennen wir mit Sachs [4]) orthotrop, die in einem rechten, spitzen oder stumpfen Winkel gegen die Lothlinie geneigten Organe plagiotrop. Letztere sind natürlich zahlreicher, da, wenn die Hauptachse orthotrop ist, die seitlichen Aus-

---

1) Vgl. über Epinastie und Hyponastie II, p. 194.

2) Wir haben hierbei die mit steigender Beleuchtung eintretenden Erfolge im Auge.

3) Dahin gehört auch die andere Reactionsfähigkeit der bei Lichtmangel erwachsenen Thallome von Marchantia u. s. w.

4) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 227.

zweigungen zumeist plagiotrop sind[1]. Der Geotropismus ist die haup lichste Ursache der Verticalstellung orthotroper Stengel, Wurzeln und a Pflanzentheile, deren Gleichgewichtslage gegenüber der Schwere also da reicht ist, wenn die Hauptachse (Längsachse) lothrecht gerichtet ist. In Stellung befinden sich die orthotropen Glieder auch im Gleichgewicht eine allseitig gleichmässige Beleuchtung, während bei einseitigem Licht positiv oder negativ heliotropische Krümmungen erfolgen, die bestrebt die Organe parallel der Lichtrichtung, also so zu stellen, dass wieder all ken gleich stark beleuchtet werden[2].

Während die dorsiventralen Organe zumeist plagiotrop sind, pflegen trope Glieder radiär gebaut zu sein, doch gibt es auch radiäre Organe, d plagiotrop verhalten. So wachsen die rädiären Rhizome von Heleocharis stris, ebenso von Sparganium ramosum und Scirpus maritimus horizonta kehren schief gestellt durch geotropische Krümmung in diese Lage auch zurück, wenn das Rhizom zugleich 180 Grad um die Längsachse gedreht, a bisher zenithwärts schauende Flanke erdwärts gewandt wird[3]. Ferner die gleichfalls radiär gebauten Seitenwurzeln mit der orthotropen Hauptw einen spitzen, erdwärts geöffneten Winkel (Grenzwinkel)[4], und krümme nachdem durch Umkehrung die Spitze der Hauptwurzel zenithwärts ge ist, so lange geotropisch, bis sie mit dem Lothe den gleichen spitzen W bilden[5]. Auch andere radiär gebaute und in der Natur horizontal wach Pflanzentheile werden theilweise im Wesentlichen durch ihre spezifische tropischen oder heliotropischen Eigenschaften in ihrer plagiotropen gehalten[6].

Während die plagiotropen radiären Organe denselben Grenzwinkel m Verticalen erreichen, gleichviel welche Flanke zenithwärts gewandt wir die Gleichgewichtslage dorsiventraler Pflanzentheile an eine bestimmte O tirung von Ober- und Unterseite gekettet, und wenn die Organe so ge werden, dass, ohne Veränderung des Grenzwinkels, die morphologische U seite nach Oben zu liegen kommt, beginnt eine Krümmungsbewegung, di wöhnlich dahin strebt, die frühere Orientirung von Ober- und Unterseite w zu gewinnen. Diese Richtungsbewegungen, ebenso die plagiotrope St dorsiventraler Organe, finden in der physiologischen Ungleichwerthigkei

---

1) Bekanntlich kann auch die primäre Achse, so an Rhizomen, plagiotrop sein, w Seitenachsen sich orthotrop verhalten.

2) Ich gehe hier nicht auf andere äussere Ursachen von Richtungsbewegungen ei läufig sei nur bemerkt, dass gelegentlich gegen Schwerkraft und Licht nicht reagirende der vertikal werden können, wenn die Achsen, denen sie entspringen, entsprechend das Loth geneigt sind. So ist es z. B. mit Haaren, die mit ihrem Ursprungsort (Bla u. s. w.) einen bestimmten Winkel bilden.

3) Elfving, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 3, p. 489.

4) Wir bezeichnen als Grenzwinkel mit Sachs die Stellung, welche unter Mitw äusserer Verhältnisse Organe mit der orthotropen Richtungslinie machen. Unter Eigen verstehen wir dagegen den Winkel, unter welchem die Sprossungen eines Organs sich die Mutterachse stellen, wenn ausschliesslich innere Ursachen richtend wirken.

5) Sachs, Arbeit. d. Würzb. Instituts 1874, Bd. 1, p. 605 u. 621.

6) Ueber das Rhizom von Adoxa vgl. Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 790. Kritische Un chungen über andere Objecte fehlen.

Ober- und Unterseite ihre Erklärung. In den folgenden Erläuterungen dieses Gegenstandes wollen wir der Einfachheit wegen zunächst annehmen, dass allein geotropische Krümmungen in Betracht kommen, und die Mitwirkung anderer influirender äusserer Agentien ausgeschlossen sei.

Ein orthotroper aufrechter Stengel kehrt, nach welcher Seite hin er auch geneigt wird, in die verticale Lage zurück, weil mit der Neigung gegen die Lothlinie, vermöge der negativ geotropischen Eigenschaften, das Wachsthum der erdwärts gerichteten Flanke gehemmt wird, bei verticaler Stellung aber die antagonistischen Hälften gleich schnell wachsen. Theilt man nun einen solchen orthotropen Stengel durch einen medianen Längsschnitt in zwei gleiche Hälften, so ist jede dieser ein dorsiventrales Gebilde, an dem die der Schnittfläche anstossenden Zonen aus inneren Ursachen schneller zu wachsen bestrebt sind, wie die im unverletzten Stengel positive Spannung dieser Gewebe anzeigt. Vermöge dieser krümmt sich die Längshälfte nach Aussen, und durch das relativ geförderte Wachsthum des Innengewebes (das jetzt die Schnittfläche einnimmt) schreitet die also epinastische Krümmung noch weiter fort, vermag indess das Object (genügenden Geotropismus vorausgesetzt) nicht über einen Grenzwinkel hinaus plagiotrop zu stellen. Denn mit der Ablenkung von der Verticalen nimmt die geotropische Wirkung zu, durch die das Wachsthum der Unterseite (hier der Aussenseite des Stengels) relativ gefördert, das Wachsthum der Oberseite gehemmt wird, und der Grenzwinkel bezeichnet eben die Stellung, in welcher die entgegengesetzt wirkende epinastische und geotropische Wachsthumsdifferenz sich das Gleichgewicht halten.

Es bedarf keiner weiteren Erörterungen, dass aus analogen Gründen eine bestimmte plagiotrope Stellung dann erreicht wird, wenn nicht die innern, sondern die peripherischen Gewebe des Stengels positiv gespannt und stärker wachsthumsfähig sind, oder wenn ein negativ geotropisches Organ zu dem Experimente gewählt wird. Entsprechend verhalten sich nun auch geotropische dorsiventrale Blätter, Thallome u. s. w., deren Ober- und Unterseite aus innern Ursachen ungleich schnell zu wachsen bestrebt sind.

Mit Eliminirung der geotropischen Wirkung schreitet natürlich die Krümmung weiter fort, und wenn das Organ dennoch nur bis zu einem gewissen Grade eingekrümmt wird, so hat dieses seinen Grund darin, dass die Spannungen und überhaupt die Wechselwirkungen zwischen den antagonistischen Geweben der fernern Einkrümmung eine Grenze setzen. Nach Erreichung dieser Gleichgewichtslage der auslösenden Wirkung der Schwerkraft unterworfen, wird das Organ sich gleichsinnig geotropisch, also z. B. immer positiv geotropisch sich bewegen, gleichviel ob die Ober- oder Unterseite erdwärts gewandt ist, und, sofern die Wachsthumsfähigkeit ausreicht, sich so lange krümmen, bis die frühere Orientirung von Ober- und Unterseite, also auch der frühere Grenzwinkel erreicht ist. Unter Erwägung dieser Verhältnisse versteht man leicht das Verhalten dorsiventraler und geotropischer Organe nach der Umkehrung. Jetzt, nachdem die bisherige Oberseite erdwärts gewandt ist, wirken Epinastie und Geotropismus gleichsinnig, und durch das so geförderte Wachsthum der Oberseite krümmt sich ein positiv geotropisches Organ so lange weiter, bis endlich die noch fortwachsenden Theile den frühern Grenzwinkel erreichen. So kann man es u. a. an manchen Blättern verfolgen, die, umgekehrt und horizontal gelegt, endlich auf-

wärts zurückgeschlagen sind. Es lässt sich der Erfolg leicht an
streif klar machen, den man auf einen Tisch legt, an einem Ende
dem andern Ende aber aufwärts und dann rückwärts so weit bev
zuvor der Tischplatte aufliegende Fläche nunmehr nach dem Zenit

Bei gegebener Wachsthumsdifferenz von Ober- und Unterse
plagiotrope Stellung auch dann zu Wege, wenn beide Seiten gle
gleich stark geotropisch empfindlich sind. Doch hat natürlich u
tionsfähigkeit einen Einfluss auf die Richtung des Pflanzenglied
z. B. die Unterseite eines Organs allein negativ geotropisch empfin
dasselbe nicht so weit der Verticalen genähert werden, als es
würde, wenn unter sonst gleichen Bedingungen auch die Ob
sinnig reagirt. Denn im ersten Falle wirkt in dem horizontal gele
theil nur die geotropische Wachsthumsbeschleunigung der Unte
nastie entgegen, während bei gleichsinniger Empfindlichkeit de
gleichzeitige Wachsthumshemmung in dieser die Erhebung beför

Es ist nun freilich sehr wahrscheinlich, dass Ober- und Un
ventraler Organe der Regel nach nicht gleich geotropisch empfind
ist ein unbedingt zwingender Beweis hierfür nicht daraus abzule
ungleiche autonome Wachsthumsfähigkeit die beiden Seiten als i
sicht qualitativ verschieden kennzeichnet. Den bisher vorlieg
suchungen aber sind wirklich entscheidende Argumente hinsi
Frage nicht zu entnehmen. Dass solche nicht schlechthin aus d
Umkehren erzielten Krümmungen abzuleiten sind, ist leicht au
über diesen Punkt Gesagten zu ersehen, übrigens würden sehr
mente ausführbar sein, die Aufschluss geben könnten. Durch V
auch erst entschieden werden, ob es dorsiventrale Organe gibt,
eine Seite aus positiv, die andere Seite aus negativ geotropisch
zusammengesetzt ist. Eine solche Verkettung ist natürlich ebenso
wie die Vereinigung positiv und negativ geotropischer Glieder, die
und selbst an einer einzelligen Pflanze häufig getroffen wird.

Die mit Rücksicht auf Geotropismus erörterten allgemeinen G
gelten auch für andere Fälle, in denen ein äusseres Agens eine vo
richtung abhängige Bewegung auslöst. Ausserdem kann Beleucht
ventralen Organen auch photonastische Bewegungen erzielen, di
zeitig mit heliotropischen Bewegungen veranlasst werden, wenn z.
dunkel gehaltene Pflanze hinter einem Fenster aufgestellt, übe
zugleich die Helligkeit gesteigert und durch einseitige Beleuchtun
mus ausgelöst wird.

Thatsächlich dürften in dorsiventralen Organen, deren plagiot
auch von der Empfindlichkeit gegen Licht abhängig ist, Heliot
Photonastie zumeist, vermuthlich aber in einem spezifisch ung
zusammenwirken. Tiefere Einsicht gestatten die bisherigen Erfa
nicht, indess reichen sie aus, um zu zeigen, dass z. B. der Thallus v
die Prothallien der Farne, viele Blätter u. s. w. heliotropisch em

---

1) Auch muss ohne autonome Epinastie solche ungleiche Reactionsfäh
pismus verursachen können.

jedoch auch Photonastie und augenscheinlich öfters in hervorragender Weise mitwirkt, um die Fläche plagiotroper Organe in einen für Beleuchtung günstigen Winkel gegen das einfallende Licht zu stellen. Die empirischen Thatsachen können erst weiterhin mitgetheilt werden, hier aber ist es am Platz, allgemeine Folgerungen zu entwickeln, die für die richtige Auffassung der fixen Lichtlage von Bedeutung sind.

In einer zugleich photonastisch und heliotropisch empfindlichen Pflanze erzeugt einseitige und zugleich allseitige Beleuchtungssteigerung natürlich eine resultirende Bewegung, und wenn die Photoepinastie überwiegt, wird trotz positiv heliotropischer Krümmung eine gegen das Licht convexe Krümmung erfolgen können. Trotz der von der Lichtquelle hinwegzielenden Bewegung sind aber dann die Objecte nicht negativ heliotropisch, wenn wir Heliotropismus, wie üblich, nur die von einseitiger Beleuchtung abhängigen Bewegungen nennen. Ob etwa im Thallus von Marchantia, in Farnprothallien u. s. w. ein solches Verhältniss besteht, muss erst durch fernere Untersuchungen endgültig entschieden werden. Unmöglich ist ein solches Verhalten nicht, und der bei schwacher einseitiger Beleuchtung der Oberseite positive Heliotropismus könnte zu dessen Gunsten sprechen, denn ein Ueberwiegen der photonastischen Krümmung mit steigender, wenn auch einseitiger Beleuchtung wäre wohl verständlich.

Auch ist noch zu ermitteln, ob und in wie weit die thatsächlich photonastisch ungleich empfindliche Ober- und Unterseite dorsiventraler Organe auch in verschiedenem Grade heliotropisch ist, oder ob etwa in gegebenen Fällen die eine Seite positiv, die andere negativ heliotropisch reagirt. Letzteres negiren, aber fordern auch die bisherigen Erfahrungen nicht, die eben nur eine von der Lichtquelle hinwegzielende Bewegung constatiren. Gesetzt nun, es sei ein Object beiderseitig positiv heliotropisch, so arbeiten sich Photoepinastie und Heliotropismus entgegen, wenn letzterer die Oberseite concav zu machen strebt, während beide gleichsinnig wirken, wenn die Unterseite relativ stärker beleuchtet wird. In diesem Falle erfolgt nun thatsächlich in vielen Blättern und Thallomen eine starke, positiv heliotropische Krümmung, die häufig zu Wege bringt, dass die Oberseite wieder nach der Lichtquelle hingewandt wird. Hieraus kann aber, wie aus dem eben und schon gelegentlich des Geotropismus über den Antagonismus entgegengesetzter Krümmungsbestrebungen Gesagten zu folgern ist, auf bevorzugte heliotropische Empfindlichkeit der Unterseite nicht ohne Weiteres mit unzweifelhafter Gewissheit geschlossen werden. In dieser Frage aber würden u. a. Versuche endgültig entscheiden können, in denen die mit Ausschluss heliotropischer Wirkungen in ihrer Gleichgewichtslage eingestellten Organe ohne merkliche Veränderung des photonastischen Zustandes auf den Heliotropismus von Ober- und Unterseite geprüft würden.

Eine ungleiche Wachsthums- und Reactionsfähigkeit antagonistischer Flanken ist nicht die Ursache der plagiotropen Stellung radiär gebauter Organe, die ja trotz dieses Baues, gleichviel welche Flanke die Oberseite einnimmt, bei einer gegen die Verticale schiefen oder rechtwinkligen Stellung ihre Gleichgewichtslage finden. Wir tragen also nur diesem Endziel Rechnung, wenn wir diesen Pflanzentheilen Transversalheliotropismus oder Diaheliotropismus, resp. Transversalgeotropismus oder Diageotropismus zuschreiben, denn ohne eine

wärts zurückgeschla
streif klar machen.
dem andern Ende a
zuvor der Tischplat

Bei gegebener
plagiotrope Stellun
gleich stark geotr
tionsfähigkeit ein
z. B. die Unterseit
dasselbe nicht s
würde, wenn
sinnig reagirt.
theil nur die g
nastie entgegen
gleichzeitige W

Es ist nu
ventraler Orga
ist ein unbed
ungleiche a
sicht qualit
suchungen
Frage nich
Umkehren
über dies
mente au
auch ers
eine Se
zusam
wie di
und s

gelt
rich
ven
zei
du
zu
n

...iesem Wege zu erklären, und auch das Thallom von Marchantia, ...llien von Farnen lassen sich obiger Betrachtung anpassen, indem ...dieselben durch senkrecht zur Fläche gerichtete Schnitte in säulen...mente zerlegt denkt, die für sich oder auch im Vereine mit einem ... Rhizoid ein orthotropes Gebilde vorstellen[1]. Auch die Quer...us einem Stengel ist ein aus orthotropen Elementen zusammen...gebilde[2], dessen, wenn auch kürzere Hauptachse allerdings ortho...tet bleibt, was ebenso bei Pilzhüten, überhaupt bei Organen zu...durch relative Verkürzung der Hauptachse flächenförmige Gebilde ... Obige Betrachtungen sind zwar allgemein auf dorsiventrale Organe ...r, müssen aber deshalb nicht den in einem gegebenen Fall thatsäch...gebenden Verhältnissen entsprechen, und sicher gehören z. B. schon ... Eigenschaften dazu, um die photonastischen Bewegungen zu erzielen. ...aber können diese und die früheren Erwägungen zeigen, dass nicht ...Fälle die gleichen inneren Eigenschaften die Ursache für Plagiotropis...den müssen.

...den inneren Ursachen, die radiäre Organe plagiotrop richten, gehört ... wechselseitige Beziehung der Organe. Der Einfluss dieser ist evident ...sgesprochen, dass nach dem Decapitiren bei manchen Pflanzen die ...se durch seitliche Sprossungen ersetzt werden kann, die sich nun or...ichten, weil offenbar die Reactionsfähigkeit in ihnen selbst modificirt ...rigens wird jede andere von den Mutterorganen ausgehende Richtkraft, ...die seitlichen Organe in einen bestimmten Eigenwinkel zu stellen strebt, ...Factor in den als Resultante sich ergebenden Richtungsverhältnissen ...en.

...n Obigem sollte zunächst im Allgemeinen auf die wesentlich für Richtungsbewegungen ...acht kommenden Verhältnisse hingewiesen werden, ohne Rücksichtnahme auf neben...che Umstände und ohne erörtern zu wollen, wie in concreten Fällen durch Zusam...wirken verschiedener innerer und äusserer Factoren die factischen Richtungsbewegun...u Stande kommen. Näheres in dieser Hinsicht wird in § 74 (Bd. II) mitgetheilt werden, ...dort finden auch erst Torsionen Berücksichtigung, die zur Vermittlung der durch äus...Verhältnisse veranlassten Stellungsänderungen dienen, übrigens zumeist als Resul... einiger Factoren sich ergeben. Indem nun im Folgenden auf das Zusammenwirken ...chiedener Factoren nicht mehr Rücksicht genommen wird, als durchaus zum Verständ... nothwendig ist, sollen zunächst die durch einen einzelnen Factor erzielten Richtungs...egungen behandelt werden, von denen wir insbesondere auf Heliotropismus und Geo...ismus näher einzugehen haben. Zur richtigen Beurtheilung geotropischer und helio...ischer Bewegungen waren aber die obigen Erörterungen über die Ursachen orthotro... und plagiotroper Stellung gleichfalls geboten. Ohne noch weitere Möglichkeiten hin...tlich dieses noch lange nicht allseitig aufgehellten Themas discutiren zu wollen, sei ...h noch darauf hingewiesen, dass recht wohl ein durch Licht plagiotrop gerichtetes Or... gegenüber der Schwerkraft sich orthotrop verhalten kann, denn Receptivität und Er...g der ausgelösten Leistung sind ja durchaus von den spezifischen Qualitäten eines Or...ns abhängig, und ein geotropisch empfindlicher Pflanzentheil braucht deshalb auch nicht ...liotropisch zu reagiren.

---

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 246.

2) Sachs, l. c., p. 254.

3) Dahin gehört auch die von Leitgeb untersuchte, gegen das Licht senkrechte Stellung ... Keimscheibe der Lebermoose (Die Keimung d. Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum ...ht 1876, p. 5; Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 74, Abth. 1).

Aus den Beziehungen zwischen Dorsiventralität und Plagiotropismus ist leich nehmen, wie und warum aus einem plagiotropen Organe durch Zusammenrollen sammenfalten ein orthotropes Gebilde entsteht[1]. Denn denkt man sich einen Tha Marchantia zu einem Cylinder zusammengewickelt, so ist ja damit ein radiär gebau per gewonnen, der nun aus denselben Gründen orthotrop reagiren wird, wie ein Stengel, dessen durch mediane Spaltung gewonnene Längshälften umgekehrt dors und plagiotrop werden, und dieses gilt natürlich auch für den Fall, dass ein hohler ins Auge gefasst ist. Einfach durch Zusammenrollung des Thallus entstanden sind theciumträger von Peltigera canina, die offenbar diesem Umstand ihre Orthotropie ken. Etwas Aehnliches, wie ein zusammengerollter Thallus, sind auch die orth Stiele der Fruchtträger von Marchantia, ferner die aufrechten Thallomtheile von islandica, an denen, im Gegensatz zu Peltigera, nicht die Oberseite, sondern die U nach Aussen gewandt ist. Ferner sind die jugendlichen Blätter mancher Pflanzen, z Nuphar, Pinguicula, manchen Gräsern, in der Knospenlage parallel ihrer Längsa sammengerollt und bleiben dann so lange orthotrop, bis sie mit der Entfaltung eine trope Stellung einnehmen.

Auch das Zusammenfalten des Thallus von Marchantia, gleichviel, ob Oberse Unterseite aneinander gepresst werden, würde ein nicht mehr dorsiventrales und or pes Flächengebilde liefern. Solches Zusammenfalten bieten gleichfalls manche Pha menblätter in der Knospenlage, und auch diese werden dann erst mit der Entfaltung trop. Ferner kann man die schwertförmigen Blätter von Iris gleichsam als durch menfalten entstanden auffassen, und bei Mangel von Dorsiventralität stellen sich diese in eine vertikale Ebene. Ihre schwertförmigen Krümmungen in dieser rühren offen her, dass die rechte und linke Hälfte nicht gleichartig wachsthums- und reactionsfäh

Historisches. Unter verschiedenen Umständen eintretende Richtungsbew wurden von Bonnet[2] beschrieben, der indess diesen Gegenstand in causaler Hinsich besonders förderte. Wie einzelne Ursachen, insbesondere Heliotropismus und Geo mus, allmählich näher erforscht wurden, ist aus den folgenden Paragraphen zu er jedenfalls hat aber Dutrochet[3] das Verdienst, die thatsächlichen Richtungsverhältnis Pflanzentheilen als Resultante verschiedener, in spezifisch ungleichem Maasse zusa greifender Factoren, namentlich des Heliotropismus, des Geotropismus, der Belastun Eigenrichtung und der vom Substrat abhängigen Richtkraft angesprochen, sowie au nur auslösende Wirkung von Licht und Schwerkraft hervorgehoben zu haben (vgl. II, Dieses Verdienst wird nicht dadurch geschmälert, dass Dutrochet concrete Fälle un deutete und namentlich späterhin[4] hinsichtlich der Ursachen des Heliotropismus un tropismus unglückliche Hypothesen aufstellte. Uebrigens sind in causaler Hinsicht Richtungsbewegungen auch heute noch nicht vollständig aufgehellt und ebensowenig die für die Richtung maassgebenden Factoren in allen Fällen richtig erkannt.

Die theilweise sehr geistreichen Erörterungen Hofmeister's[5] über Richtungs- und metrieverhältnisse haben die physiologische Seite dieses Themas nur in beschrä Maasse gefördert.

Nachdem Frank[6] verschiedene Stellungsverhältnisse als Resultante aus einigen ponenten dargelegt hatte, lieferte er weiterhin[7] einen Beitrag über die thatsächlich Natur eintretenden Richtungsbewegungen von Aesten u. s. w. In der Deutung der Ers that aber Frank mit der Einführung der Hypothese des Transversalheliotropismus Transversalgeotropismus einen wenig glücklichen Griff, indem er mit der Annahm Polarität der Zellhäute bestimme die Richtung (vgl. II, § 69), auf eine Zergliederu Erscheinungen in die maassgebenden Componenten auch in den Fällen verzichtete, in d

1) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 246.
2) Untersuchungen über den Nutzen d. Blätter, 1762.
3) Dutrochet, Rech. anatom. et physiolog. 1824, p. 92 ff. Diese vortreffliche Arb nicht immer in der gebührenden Weise gewürdigt.
4) Mémoires, Brüssel 1837, p. 288 ff., p. 316 ff. 5) Allgemeine Morphologie
6) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 1 ff.
7) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870.

eine solche Zergliederung thatsächlich möglich ist. De Vries[1] hat dann in der Folge die für verschiedene Richtungsverhältnisse maassgebenden Factoren näher bestimmt. Die Bedeutung dorsiventraler Ausbildung für die Richtungsbewegungen wurde in umfassender Weise zuerst von Sachs[2] dargelegt.

A. Heliotropismus und Geotropismus.

§. 62. Heliotropismus und Geotropismus umfassen, nach der schon im vorigen Paragraphen gegebenen Definition, nur solche Krümmungsbewegungen, die durch einseitige Wirkung von Licht oder Schwerkraft veranlasst werden, und deren Richtung von der Angriffsrichtung des auslösenden Agens abhängt[3]. Selbstverständlich treten diese, wie alle Receptionsbewegungen, nur ein, wenn die Organe sich nicht in der den obwaltenden Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtslage befinden, mit deren Erreichung die Objecte die ihnen spezifische heliotropische oder geotropische Stellung, resp. die Lage annehmen, welche der Resultante aus diesen und anderen richtenden Ursachen entspricht.

Bewegungen, die gleichfalls durch Licht oder Schwerkraft veranlasst werden, indess zu diesen Agentien in einem andern als dem bezeichneten Verhältniss stehen, zählen wir also nicht zum Heliotropismus und Geotropismus. Dieses ferner, dass Licht und Schwerkraft gleichzeitig verschiedene Bewegungen veranlassen können, ist schon im vorigen Paragraphen bemerkt, in dem auch die photonastischen Bewegungen als solche definirt wurden, die von allseitiger Helligkeitsschwankung, aber nicht von einseitiger Beleuchtung abhängen. Ebenso wollen wir nicht die von Licht (oder Schwerkraft) abhängigen freien Ortsbewegungen der Organismen (vgl. Kap. VIII) dem Heliotropismus zurechnen, obgleich nicht zu verkennen, dass dieselben in causaler Hinsicht theilweise in naher Beziehung zu den heliotropischen Krümmungen stehen dürften, und deren Beachtung jedenfalls in Forschungen geboten ist, welche eine Verkettung zwischen dem auslösenden Licht und den ausgelösten Erfolgen erstreben.

Geotropismus und Heliotropismus sind also nach der Beziehung zwischen auslösendem Agens und dem in der Bewegung ausgesprochenen Erfolge definirt, ohne Rücksicht auf die zur Ausführung dienenden inneren Vorgänge und mechanischen Mittel, die thatsächlich nicht ganz identisch sind. So zählen wir auch die der Definition entsprechenden Bewegungen in lebendigen Organen hierher, gleichviel ob sie durch Wachsthum oder durch elastische Dehnung vermittelt werden, und können demgemäss Heliotropismus, resp. Geotropismus mit und ohne Wachsen unterscheiden[4]. Zu letzterem sind die Bewegungsgelenke der Bohne u. s. w. befähigt, während zumeist Geotropismus und Heliotropismus durch Wachsen vermittelt wird, wie im Näheren in § 64 gezeigt werden soll. Eine Einschränkung des Heliotropismus auf Wachsthumsvorgänge, wie es Wiesner[5] will, ist weder aus historischen Rücksichten[6] geboten, noch

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223.

2) Ebenda 1879, Bd. 2, p. 226.

3) Ueber den Sinn der Ausdrücke positiver, negativer Geotropismus u. s. w. vgl. p. 292.

4) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 63.

5) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II. Thl., p. 22; Separatabz. aus Denkschrift d. Wien. Akad., Bd. 43.

6) De Candolle und Andere nach ihm verstehen unter Heliotropismus (ohne Rücksicht

solche, behandeln weiter die mechanische Ausführung, um dann auch zu beleuchten, was über die auslösende Wirkung von Licht und Schwerkraft, sowie über die Verkettung dieses Vorgangs mit der zu den Bewegungen führenden mechanischen Action bekannt ist.

Zu heliotropischen und geotropischen Bewegungen befähigt sind im Wachsthum begriffene Theile sehr vieler Pflanzen, doch auch viele bewegungsfähig bleibende Gelenke. Im Dienste der Pflanze sind diese Bewegungen, und zwar oft in sehr auffälliger Weise, bedeutungsvoll, um für sich oder zusammenwirkend oder im Vereine mit anderen Factoren die Organe in eine für ihre Thätigkeit zweckentsprechende Lage zu bringen. Demgemäss sind im Allgemeinen die geotropischen und heliotropischen Eigenschaften ausgebildet, wie allerdings hier nicht nach allen Richtungen gezeigt werden kann, jedoch in den weiter unten zu machenden Mittheilungen zur Genüge hervortritt. Da also Heliotropismus und Geotropismus biologischen Zwecken angepasste Bewegungsvorgänge vorstellen, sind dieselben durchaus nicht an die morphologische Natur gekettet. So giebt es u. a. sowohl positiv wie negativ heliotropische Stengel und Wurzeln, so sind die vertical abwärts wachsenden Organe im Allgemeinen positiv, die aufwärts wachsenden negativ geotropisch, und verdanken dieser Eigenschaft wesentlich ihre Richtung. Heliotropismus sowie Geotropismus treten z. B. an Stengel und Blatt der Mistel zurück, die bekanntlich bestimmt ist, in Richtung beliebiger, von dem befallenen Aste ausstrahlender Radien zu wachsen. Ferner treten in gleichem Sinne wie in höheren Pflanzen Geotropismus und Heliotropismus in niederen Pflanzen, auch in einzelligen Organismen und Organen auf, und unter den nicht chlorophyllführenden Pflanzen- und Pflanzentheilen werden ebensowohl wie unter grünen heliotropisch und geotropisch empfindliche gefunden. An derselben Pflanze aber sind sehr gewöhnlich entgegengesetzt geotropisch oder heliotropisch sich krümmende und auch unempfindliche Glieder vereint.

Um die Gültigkeit des Obigen für plagiotrope Organe darzuthun, reichen die Erfahrungen an diesen aus, doch sind hinsichtlich der dorsiventralen Objecte im Näheren noch manche Fragen offen. Es ist schon im vorigen Paragraphen bemerkt, wie es in concreten Fällen spezieller Prüfungen bedarf, um den Antheil heliotropischer und geotropischer Wirkung an dem Plagiotropismus dorsiventraler Organe festzustellen, um zu ermitteln, ob schon Heliotropismus und Geotropismus für sich (Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus) die plagiotrope Stellung herbeiführen, oder ob diese ohne Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus durch Eingreifen anderweitiger Factoren erreicht wird, ob ferner und in welcher Weise Ober- und Unterseite dorsiventraler Organe verschieden heliotropisch und geotropisch reagiren. Auch ist hervorgehoben, dass Licht gleichzeitig heliotropische und photonastische Wirkung erzielt und dieserhalb bei gesteigerter Beleuchtung durch Photoepinastie eine Fortbewegung der Objecte von der Lichtquelle erzielt werden kann, wenn auch gleichzeitig ein relativ schwächer wirksamer, positiver Heliotropismus eine nach der Lichtquelle hinzielende Beugung anstrebt.

Diese speziellen Fragen hinsichtlich des Geotropismus und Heliotropismus sind zum Theil erst durch Sachs' [1]) Behandlung der allgemeinen Ursachen des

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 226.

ramosum und Scirpus maritimus näher untersuchte. Die Experimente wurden in Erde, und zwar in Zinkkästen ausgeführt, die mit einer Glaswand versehen waren, durch welche die Stellung der dahinter aufgestellten Rhizome direct beobachtet werden konnte. Die neu zuwachsenden Stücke dieser kehrten nun immer in die horizontale Lage zurück, und dieses geschah ohne Torsion auch dann, als die bisherige Unterseite der Rhizome aufwärts gewandt und diesen zugleich eine schief aufsteigende oder absteigende Lage gegeben worden war[1]). Es sind also diese Rhizome auch in physiologischer Hinsicht radiäre Organe, die vermöge ihrer geotropischen Eigenschaften ihre Gleichgewichtslage in horizontaler Lage finden.

Nur bis zu einem gewissen Grenzwinkel beugen sich die gleichfalls radiär gebauten Seitenwurzeln, die gegen die vertikal abwärts steigende Hauptwurzel von Vicia faba, Phaseolus u. s. w. in einem verschiedenen Winkel geneigt sind. Die an der Basis der Wurzel und am hypocotylen Glied entspringenden Wurzeln können horizontal oder sogar ein wenig aufsteigend sein, während die übrigen Seitenwurzeln erster Ordnung absteigen und mit der Hauptwurzel einen spezifisch, individuell und auch nach äusseren Verhältnissen variabeln Winkel bilden, der übrigens gewöhnlich 45° nicht überschreitet, sehr häufig aber grösser ist. Dieser spitze Grenzwinkel ist kleiner als der Eigenwinkel (vgl. II, § 73), welcher dann ungetrübt zur Geltung kommt, wenn während der Entwicklung der Seitenwurzeln der Geotropismus eliminirt ist, indem die Pflanze an eine langsam rotirende horizontale Achse befestigt wird (vgl. II, § 63).

Werden unter normalen Verhältnissen gewachsene Wurzeln umgekehrt, so dass die Spitze der Hauptwurzel zenithwärts gewandt ist, so beugen sich die Seitenwurzeln in der wachsthumsfähigen Region so lange geotropisch abwärts, bis sie mit der Verticalen wieder den früheren Winkel bilden, die gekrümmten Theile einer Seitenwurzel mit den älteren, nicht mehr krümmungsfähigen Stücken derselben also einen rechten Winkel bilden. Auch wenn die Hauptwurzel in horizontale oder andere Lage gebracht wird, so kehren doch immer die wachsthumsfähigen Zonen der Seitenwurzeln zu dem bestimmten Grenzwinkel zurück. Die Versuche lehren also, dass diese Seitenwurzeln in physiologischer Hinsicht radiär construirt sind und die Schwerkraft nur Krümmungen bis zu einem gewissen Grenzwinkel erzeugt[2]). Uebrigens verringert sich dieser mit Steigerung des auslösenden Agens, wie Sachs in Versuchen fand, in denen die Centrifugalkraft das 4—5fache der Beschleunigung der Schwere erreichte. Möglich, dass bei genügend gesteigerter Centrifugalkraft eine der Fliehkraft vollkommen parallele Stellung der Seitenwurzeln erreicht wird. Der Diageotropismus dieser Seitenwurzeln wird also dadurch veranlasst, dass die auslösende Wirkung der Schwerkraft auf unserer Erde mit Erreichung des Grenzwinkels zu gering wird, um weitere geotropische Beugung zu erzielen. Wie gegenüber ansehnlicher Centrifugalkraft sich die horizontal wachsenden Rhizome verhalten, ist bisher nicht untersucht.

Die Nebenwurzeln zweiter Ordnung sind in geringerem Grade geotropisch, als die Nebenwurzeln erster Ordnung. An solchen Nebenwurzeln zweiter Ordnung fand Sachs (l. c., p. 631) bei Zea mais nur schwachen, bei Cucurbita pepo keinen merklichen Geotropismus. Uebrigens ist auch dieses nur als eine Anpassungserscheinung der Wurzeln aufzufassen (vgl. II, § 72), und es ist keine allgemein gültige Regel, dass jede folgende Auszweigung in geringerem Grade geotropisch (oder heliotropisch) ist.

Die Stellung der Seitenäste wird erst weiterhin (II, § 74) als Resultante aus verschiedenen Factoren zu behandeln sein, unter denen auch die häufig dorsiventralen Eigenschaften

---

1) Aus diesen Versuchen geht auch hervor, dass Hofmeister's Annahme irrig ist, nach welcher der horizontale Wuchs der Rhizome von Typha u. s. w. durch den mechanischen Widerstand der Erde bedingt sein soll (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 107). — Ueber die Aufwärtskrümmung der Rhizomsprosse im normalen Entwicklungsgang oder nach Verletzungen vgl. II, § 69.

2) Dutrochet (Recherches sur la structure des animaux et d. végétaux 1824, p. 102) hat die Richtung der Seitenwurzeln als Resultante aus Eigenwinkel und Geotropismus angesprochen. Näher aufgehellt wurde dieses Thema durch Sachs (Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 602), auf dessen Untersuchungen sich Obiges stützt. Nach Sachs kann eine geringe Epinastie oder Hyponastie ein für die Richtung der Seitenwurzeln mitwirkender Factor sein. — Ueber Methodisches vgl. § 63 u. 73.

Blattoberflächen zugewandt, welche sich nicht nur durch diese, sondern auch durch die in den Blättern selbst ausgeführten Bewegungen so zu stellen pflegen, dass die Blattoberfläche annähernd senkrecht auf das stärkste ihnen gebotene diffuse Licht zu stehen kommt[1].

Positiv heliotropisch sind auch die ersten nicht windenden Internodien der Schlingpflanzen, deren windenden Stengeltheilen zumeist kaum Heliotropismus zukommt, welcher bei Umwinden der Stütze hinderlich werden könnte (vgl. II, p. 209). Nicht merklich heliotropisch und geotropisch sind ferner die nach allen Richtungen wachsenden Stengel der Mistel, deren Blätter in gleicher Weise unempfindlich sind, während das hypocotyle Glied stark negativ heliotropisch ist und eben hierdurch dem Aste angepresst wird, auf welchem ein Samen zum Keimen kommt[2]. Bedeutungsvoll für das Anpressen ist auch der negative Heliotropismus der Ranken von Vitis und Ampelopsis, an denen Knight (1812) den negativen Heliotropismus entdeckte, sowie der Ranken einiger anderer Pflanzen[3]. Zu gleichem Zweck dient auch der negative Heliotropismus den Luftwurzeln, bei welchen solcher in geringerem oder höherem Grade sehr verbreitet vorkommt. Nachdem Dutrochet[4] den negativen Heliotropismus der Luftwurzeln von Pothos digitata erkannt hatte, wurde solcher an Luftwurzeln von Hartwegia comosa (Cordyline vivipara), Cattleya crispa, Stanhopea insignis von Hofmeister und von Wiesner[5] für die Luftwurzeln vieler anderer Pflanzen nachgewiesen.

Die normalerweise in Erde wachsenden Wurzeln sind nur wenig, z. Th. auch gar nicht heliotropisch empfindlich. Bei den auf einseitige Beleuchtung reagirenden Wurzeln ist bei Cultur in Wasser sowohl negativer als positiver Heliotropismus gefunden, doch scheint ersterer häufiger vorzukommen. Negativ heliotropisch sind die Wurzeln von Sinapis alba, Helianthus annuus[6], Lepidium sativum, Mirabilis Jalapa, Zea mais, Vicia faba; schwacher positiver Heliotropismus ist für die Wurzeln von Allium sativum, cepa, Hyacinthus orientalis sicher gestellt. Der Heliotropismus der Wurzeln wird z. Th. erst bei starkem Licht bemerklich[7], und Wiesner vermochte an manchen Objecten erst dann Heliotropismus nachzuweisen, als er den richtenden Einfluss der Schwerkraft durch langsame Rotation eliminirte (vgl. II, § 63). Einige Angaben früherer Autoren, insbesondere über positiven Heliotropismus, fand Wiesner nicht bestätigt, nach welchem diese irrthümlichen Angaben wohl durch eine Tendenz mancher Wurzeln, in einer von der Verticalen etwas abweichenden Richtung zu wachsen, herbeigeführt sein dürften.

Zahlreiche Beispiele für Heliotropismus chlorophyllfreier Organe liefern die Pilze, unter denen manche einen starken positiven Heliotropismus der über das Substrat hervortretenden und aufstrebenden Theile bieten. Ich erwähne hier die Hutstiele von Coprinus stercorarius[8], niveus[9], die Stiele von Peziza Fukeliana[10], die Perithecien von Sordaria fimi-

---

1) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 34 u. 41. Durch intensive Besonnung kommen übrigens auch andere, für den Schutz der Blätter vortheilhafte Bewegungen zu Stande; vgl. p. 265 und die dort citirte Literatur.

2) Diese Eigenschaft entdeckte Dutrochet (Rech. sur la structure intime 1824, p. 115); vgl. auch Wiesner, l. c., I, p. 42.

3) Literatur vgl. p. 224.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1833, Bd. 29, p. 413. Dieser Nachweis der Existenz von negativem Heliotropismus geschah ohne Kenntniss von Knight's Entdeckung dieses Heliotropismus an den Ranken von Vitis.

5) L. c., 1880, II, p. 76. Anderweitige Literatur ist hier citirt. Vgl. auch H. Müller, Flora 1876, p. 93.

6) Den negativen Heliotropismus dieser Wurzeln und der Wurzeln einer Anzahl anderer Pflanzen beobachtete Payer (Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 96) und Durand (ebenda 1846, III sér., Bd. 5, p. 65). Letzterer, auch Dutrochet, beobachtete auch positiven Heliotropismus. Weitere Beobachtungen über Heliotropismus der Wurzeln finden sich bei Sachs (Experimentalphysiol. 1865, p. 41) und Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 292). Die Literatur und zahlreiche Beobachtungen sind von Wiesner, l. c., II, p. 79, mitgetheilt.

7) Sachs u. Wiesner, l. c.

8) Brefeld, Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 96.

9) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289; Wiesner, l. c., II, p. 89.

10) Bot. Ztg. 1874, p. 1.

seda[1], die Perithecienträger von Claviceps microcephala[2]. Unter den einzelligen Pilzen besitzen starken positiven Heliotropismus die Sporangienträger von Pilobolus crystallinus[3], Mucor mucedo[4], auch die von Phycomyces nitens[5]) sind positiv heliotropisch. Positiver Heliotropismus vollzieht sich auch in den einzelligen Internodien von Nitella[6] und kommt ausserdem noch an einzelligen und aus Zellketten bestehenden Algen vor. Uebrigens gibt es auch einzellige, negativ heliotropische Objecte. Als solche bekannt sind die Rhizoiden am Laube von Marchantia[7] und an Prothallien von Farnkräutern[8]. Ob vielleicht auch die Keimschläuche von Uredineen, Ustilagineen, die der Nährpflanze angeschmiegten Hyphen von Erysiphe u. s. w. negativ heliotropisch sind, ist noch nicht bekannt[9]. Nach J. Schmitz[10] ist Rhizomorpha negativ heliotropisch, doch konnte Brefeld[11] an diesem Objecte keinen Heliotropismus beobachten.

Das Hinwegwenden mancher Stengeltheile vom Licht ist dadurch bemerkenswerth, dass negativer Heliotropismus nur bei starker Beleuchtung, z. Th. nur im Sonnenlicht bemerklich wird und die negativ heliotropische Krümmung auf ältere, nicht mehr zu lebhaft wachsende Internodien beschränkt bleibt, während die jugendlichen Internodien sich an manchen Pflanzen entschieden positiv heliotropisch krümmen. Ein ausgezeichnetes Beispiel dieser Art ist Tropaeolum majus, an welchem Sachs[12] die besagten Verhältnisse beobachtete. Die jungen Internodien dieser Pflanze sind entschieden positiv heliotropisch, die älteren krümmen sich bei intensiver Beleuchtung stark negativ heliotropisch, so dass sie im Freien dem Boden angepresst werden. Bei schwacher Beleuchtung (im Herbst) bleiben aber am Fenster cultivirte Exemplare positiv heliotropisch dem Licht zugewandt. Analog verhalten sich, soweit die Mittheilungen einen Einblick gestatten, die bei genügender Beleuchtung plagiotrope Stellung annehmenden Stengel von Lysimachia nummularia, Polygonum aviculare[13], die Ausläufer von Fragaria canadensis[14] und andere von Frank und de Vries beobachtete Pflanzen. Ferner hat Wiesner[15] dasselbe Verhalten an verschiedenen Pflanzen beobachtet, so an den Stengeln von Urtica dioica, Galium verum, mollugo, Cichorium Intybus, am epicotylen Glied von Phaseolus multiflorus, an den Zweigen von Cornus mas, Acer campestre und anderen Holzpflanzen. An den meisten dieser Pflanzen war in jüngeren Internodien positiver Heliotropismus nachweisbar. Ferner werden die anfangs positiv heliotropischen Blüthenstiele von Linaria cymbalaria nach der Befruchtung negativ heliotropisch, und ähnlich verhalten sich die Blüthenstiele von Helianthemum vulgare[16].

---

1) De Bary u. Woronin, Beiträge zur Morphologie u. Physiol. d. Pilze, Heft 3, p. 11.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 505. — Duchartre, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 779.

3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 289.

4) Nach Kraus (l. c.) ist dagegen Mucor stolonifer nicht merklich heliotropisch. Uebrigens ist in den Untersuchungen der von dem Substrat ausgehenden Richtkraft keine Rechnung getragen; vgl. darüber II, § 73.

5) Vines, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 134. — Weitere Lit. über Heliotropismus von Pilzen findet sich in den citirten Arbeiten, ferner bei Sorokin, Bot. Jahresb. 1874, p. 214; Fischer v. Waldheim, ebenda 1875, p. 779.

6) Hofmeister, l. c., p. 289.

7) Pfeffer, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 88.

8) Leitgeb, Studien über die Entwicklung d. Farne 1879, p. 7; Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 80, Abth. 1. Vgl. auch die p. 165 citirten Arbeiten von Bauke und Prantl.

9) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 293.

10) Linnaea 1843, Bd. 17, p. [illegible]

11) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 171.

12) Experimentalphysiol. 1865, p. 41; Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 1, p. 271.

13) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 20, 52 u. s. w.; vgl. II, § 74.

14) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 235 u. 271.

15) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 35. Vgl. auch H. Müller, Flora 1876, p. 93.

16) Wiesner, l. c., p. 72. Den negativen Heliotropismus der Blüthenstiele von Linaria fand Hofmeister (Pflanzenzelle, p. 292). — Nach Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen

Diesen Erfahrungen schliesst sich der negative Heliotropismus der plagiotropen Sprosse von Epheu an, welcher gleichfalls erst in schon etwas älteren Internodien eintritt, und wenn Sachs[1]) unentschieden lässt, ob in jungem Zustande die Triebe positiv heliotropisch sind, so kommt doch positiver Heliotropismus unzweifelhaft dem hypocotylen Glied zu, das weiterhin gleichfalls negativ heliotropisch reagirt. Die Sprosse von Epheu werden aber durch die einseitige Beleuchtung dorsiventral und die stärker beleuchtete Seite erweist sich nun epinastisch. Indess ist diese Induction nur vorübergehend (vgl. II, p. 168), und wenn die bisherige Schattenseite stärker beleuchtet wird, wenden sich die Sprosse allmählich wieder vom Lichte hinweg und erreichen, hinter einem Fenster postirt, nöthigenfalls eine horizontale Lage. Jedenfalls ist die inducirte Epinastie ein bei dem Wegwenden vom Licht mitwirkender Factor, dessen Antheil an der thatsächlich stattfindenden Krümmung noch nicht bestimmt ist.

Da nun aber auch ohne eine morphologisch wahrnehmbare Dorsiventralität eine entsprechende physiologische Differenz bestehen könnte, so ist leicht einzusehen, dass Photonastie und Heliotropismus unter Umständen nur schwierig oder auch gar nicht auseinander zu halten sind. Denn die dorsiventrale Induction könnte so wenig fixirt sein, dass sie nach Aufhören der einseitigen Beleuchtung schnell verschwindet, und die vom Licht abhängige und mit der einseitigen Beleuchtung vergängliche Induction wäre dann zugleich die Ursache der heliotropischen Krümmung. Trotz dieser Grenzfälle wird man aber doch, so weit es angeht, Photonastie und negativen Heliotropismus zu unterscheiden haben, in den Fällen aber, in welchen ohne nachweisliche (physiologische) Dorsiventralität Heliotropismus zu Stande kommt, müssen wir gemäss den empirischen Erfahrungen von heliotropischen Wirkungen sprechen. Das trifft nun auch für die oben angeführten Beispiele von negativem Heliotropismus der Wurzel zu, da die bezüglichen, normal aufrecht wachsenden Stengeltheile radiär gebaut sind, während allerdings eine gewisse Dorsiventralität an den Ausläufern besteht[2]) und an den in schiefer Stellung, resp. einseitiger Beleuchtung dauernd gehaltenen Sprossen vielleicht allgemeiner bemerklich ist. Aus diesen Erwägungen, im Verein mit den Erfahrungen an den nachweislich für gewisse Zeit dorsiventral inducirten Objecten, mögen vielleicht einmal Haltepunkte gewonnen werden, die zur Aufhellung der Fälle beitragen können, in denen der positive Heliotropismus mit Ausbildung der Internodien einem negativen Heliotropismus Platz macht.

Ob die oben erwähnten Stengel, die erst bei starkem Licht, z. Th. erst bei Sonnenlicht, sich negativ heliotropisch zeigen, in denselben Zonen positiv heliotropisch bei schwächerer Beleuchtung reagiren, wie es nach einigen Angaben scheint, dürfte erst durch erneute Untersuchungen zu entscheiden sein. Für die Ranken von Vitis und Ampelopsis gibt übrigens Wiesner[3]) an, dass sie bei schwachem einseitigen Licht positiv, bei starkem Licht negativ heliotropisch sich krümmen. Ebenso würde nach Stahl[4]) ein in Erde wurzelnder Faden von Vaucheria bei schwachem Licht sich positiv, bei starkem sich negativ heliotropisch krümmen und in eine zum Licht senkrechte Lage sich stellen. Ob hier ein Fall von Dia-

———

881, p. 369) sind die Blüthenstiele von Cyclamen persicum negativ heliotropisch. — Blüthenstiele anderer Pflanzen, so die einseitswendigen Blüthenstände von Papilionaceen und Labiaten, fand Wiesner (l. c., p. 65) auch bei starker Beleuchtung positiv heliotropisch. — Die Annahme von N. J. C. Müller (Botan. Unters. 1872, Bd. 1, p. 59), dass alle Pflanzentheile e nach der Lichtintensität positiven oder negativen Heliotropismus ergeben, wird durch die empirischen Erfahrungen nicht bestätigt.

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, p. 266. Dieser Arbeit sind auch die übrigen Angaben über Epheu entnommen. Wie weit andere dorsiventral inducirbare Sprosse sich anschliessen, ist noch zu untersuchen.

2) Vgl. Sachs, l. c., p. 261.

3) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 38. — Nach C. Kraus (Flora 1880, p. 78) sollen auch Epheusprosse gegen schwächeres Licht positiv heliotropisch sein, doch lässt die Mittheilung nicht ersehen, ob das Beobachtete nicht anders gedeutet werden muss.

4) Bot. Ztg. 1880, p. 412. — Sachs (Experimentalphysiol. 1865, p. 97) und Frank (Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 97) geben für Vaucheria nur positiven Heliotropismus an. — Ueber Stellungsänderungen mit der Lichtintensität bei Closterien, Mesocarpus, Diatomeen, Schwärmsporen, gewissen Chlorophyllkörpern vgl. § 78.

heliotropismus vorliegt, d. h. ob diese Stellung ohne Mitwirkung von Geotropi
anderen Factoren zu Stande kommt, kann ich aus Stahl's kurzer Mittheilung nich

Die gegenüber verschiedenen Helligkeitsgraden entgegengesetzte Krümmung
bigen Lebermoosen und Farnprothallien ist offenbar Resultante aus verschieden
wirkungen. Es stellen sich nämlich die im Dunkeln oder in sehr gedämpftem
wickelten vergeilten Thalluslappen mehr oder weniger senkrecht, und diese krüm
dann bei nur schwacher einseitiger Beleuchtung dem Lichte entgegen, währen
stärkerer Beleuchtung sich im Sinne des negativen Heliotropismus bewegen und
giotrope Stellung annehmen[1]) Die volle Dorsiventralität dieser vergeilten Thal
kommt nämlich erst bei einer gewissen Helligkeit zur Ausbildung, und eben hierd
wie durch die davon abhängige photonastische Wirkung werden die Objecte von d
quelle hinweggekrümmt. Es würde dieses auch dann noch geschehen, wenn (was
noch unbekannt ist) ein zu schwacher positiver Heliotropismus entgegenwirkte,
nur schwachen Lichtgraden offenbar deshalb eintritt, weil Dorsiventralität nicht
det wird. Dass es, wie Hofmeister fand, spezifisch verschiedener Lichtintensitä
um den positiven Heliotropismus in die entgegengesetzte Bewegung überzuführe
eine Folge ungleicher Empfindlichkeit leicht verständlich.

Wie mehrfach bemerkt, sind übrigens die heliotropischen Eigenschaften o
anderer entschieden dorsiventraler Organe noch näher aufzuhellen. Es gilt dieses
dorsiventrale Jungermannien, Laubmoose, Selaginellen[2]), die gleichfalls ihrer
dung vom Lichte halber als negativ heliotropisch bezeichnet werden. Aehnlich
wie hinsichtlich des Thallus von Marchantia, sind ferner hinsichtlich des Heliot
der Laubblätter[3]) zu entscheiden. Diese Objecte krümmen sich, wenn ihre Unters
stärker beleuchtet wird, dem Lichte zu, sind also der Bewegung nach positiv helio
entschieden ist aber noch nicht, welche heliotropische Reaction eine auf die Ober
lende einseitige Beleuchtung erzielt. Trifft einseitige Beleuchtung eine Blattkante, so
sofern nicht eine Torsion des Blattes eintritt, eine sichelförmige Krümmung dur
ven Heliotropismus häufiger zu Stande zu kommen.

Methodisches.

§ 63. Heliotropische Krümmungen kommen bekanntlich an den
einem Fenster stehenden Pflanzen häufig genug zu Stande, dreht es si
darum, eine wirksamere einseitige Beleuchtung zu erzielen, so ist diese
durch Ueberdecken mit einem innen geschwärzten Cylinder zu erreich
nur durch einen Spalt Licht auf die Pflanze fallen lässt. Zur Erzielung con
Beleuchtung ist die Verwendung von künstlichem Licht geboten. Mit Le
lässt sich, sofern dieses qualitativ gleichartig ist, unter Verwendung eine
Gasdruckregulators eine Flamme von zufriedenstellender Constanz der
kraft erhalten[4]).

---

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 294; Sachs, Arbeit. d. Würzb. Institu
Bd. 2, p. 236. — Beobachtungen über die durch Licht erzielten Richtungsbewegu
Farnprothallien finden sich in den II, p. 165 angeführten Arbeiten von Leitgeb, B
Prantl. An dieser Stelle ist auch mitgetheilt, dass die Dorsiventralität der Prothalli
Licht umgewendet werden kann. — Hier sei noch erwähnt, dass es kein Zeichen fü
ven Heliotropismus ist, wenn ein dem Substrat anliegender Thalluslappen mit seine
tel dem Lichte entgegen wächst. Vgl. Sachs, l. c., p. 235, u. II, § 74.

2) Beobachtungen bei Hofmeister, l. c. — Das Verhalten des Protonemas vo
moosen ist auch noch aufzuhellen; vgl. Sachs, l. c., p. 256.

3) Mittlerweile theilte Fr. Darwin (Journal of Linnean Soc. 1881, Bd. 18, p. 4
achtungen mit.

4) Ausgedehnt verwandte solche Flammen Wiesner, Die heliotrop. Erscheinun
1, p. 35. Die heliotropische Wirkung künstlichen Lichtes ist übrigens länger beka
Hervé-Mangon, Compt. rend. 1861, Bd. 53, p. 243.

Zur Erzeugung geotropischer Krümmungen hat man die Pflanzen in eine on ihrer Normalstellung abweichende Lage zu bringen, also z. B. vertical aufvärts wachsende Pflanzentheile horizontal oder auch mit der Spitze nach abvärts aufzustellen. Zur Demonstration kann man u. a. Keimpflanzen in dampfesättigter Luft aufstellen, doch empfiehlt es sich hierbei, sofern der Versuch twas länger ausgedehnt werden soll, die nicht krümmungsfähigen Partien mit lauernd nass gehaltenem Fliesspapier zu umwickeln. Abgeschnittene Zweigtücke steckt man vortheilhaft in nassen Sand, der an der einen Seite eines nit Deckel verschliessbaren Zinkkastens angehäuft ist. Um in Erde zu beobchten ist es vortheilhaft, wie schon p. 299 (Bd. II) erwähnt wurde, durchlöcherte Zink-[1]) oder Holzkästen zu nehmen, an denen eine oder zwei Breitseiten von iner Glasscheibe gebildet werden, hinter der die Wurzeln u. s. w. postirt sind.

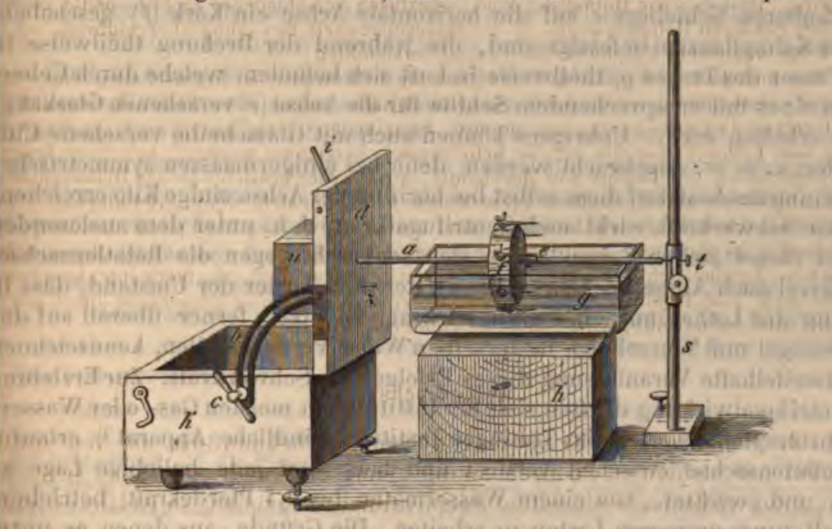


Fig. 33. *i* ist der zum Aufziehen der Uhr dienende Hebel; *h* sind untergestellte Holzklötze. — Um ein ruckweises Drehen zu vermeiden, das jede Pendel- und Ankeruhr hervorbringt, dient mir ein durch Flügel regulirter, übrigens ähnlich gebauter Apparat, der Drehungen sehr verschiedener Schnelligkeit herzustellen gestattet.

Die Verhinderung geotropischer Krümmung ist durch langsame Rotation iner horizontalen Achse erreichbar, denn wenn man z. B. eine Keimpflanze in orizontaler Lage sich langsam und gleichmässig um ihre eigene Längsachse rehen lässt, ist das Object in jeder Lage gleich lange und gleich stark der aussenden Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt und eine Krümmung kommt icht zu Wege. Eine solche wird aus gleichem Grunde auch vermieden, wenn ine Keimpflanze senkrecht gegen eine horizontale Achse befestigt ist und mit er Rotation dieser also eine verticale Ebene beschreibt. Ebenso stellt sich Heliotropismus nicht ein, wenn ein aufrecht stehender Blumentopf langsam um eine Achse rotirt, das aufrecht stehende Stämmchen einer Pflanze folglich gleich tark von dem einseitig einfallenden Licht afficirt wird. Mit Apparaten, die ine Drehung in 10 bis 40 Minuten bewerkstelligen, erreicht man obigen Zweck nd vermeidet, dass eine ins Gewicht fallende Centrifugalwirkung erzeugt wird.

---

1) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 387.

[illegible] ist in Fig. 33 dargestellt [illegible] starker Feder, [illegible] Seite 2 Zapfen [illegible] 15 und 30 Minuten [illegible] e aufgeschoben, [illegible] Kasten k durch [illegible] vertical, und nach [illegible] u. s. w. aufgestellt und gedreht [illegible] kann der Deckel [illegible] in geneigte Stellung gebracht [illegible] Gelenk versehen [illegible] ist mittelst des durch [illegible] Achse ein Kork (f) [illegible] der Drehung theilweise [illegible] Luft sich befinden, welche durch [illegible] für die Achse (e) versehenen [illegible] mit Glasscheibe versehen [illegible] bei einigermaassen symmetrischer [illegible] horizontaler Achse einige Kilo [illegible]

[illegible] Centrifugalkraft, d. h. unter dem [illegible] sich senkrecht gegen die Rotations[illegible] Dieses Resultat, ferner der Umstand, dass [illegible] Kraft wirksam ist, dass ferner überall [illegible] in derselben Weise vertical stellen, kennzeichnen [illegible] dieses Erfolges die Schwerkraft. Zur Erzielung [illegible] dürften sich für Institute am meisten Gas- oder Wasser[illegible] Der im Tübinger Institut befindliche Apparat[2] erlaubt [illegible] und horizontal jede beliebige Lage [illegible] einem Wassermotor (bis 0,4 Pferdekraft) betrieben [illegible] arbeiten. Die Gründe, aus denen es [illegible] den Versuchsobjecten einen erheblichen Abstand [illegible] sind an dem angegebenen Orte nachzusehen[3]. [illegible] angewandten Stangen kann man der Rotationsachse [illegible] und je nach den Zwecken lassen sich die [illegible] Wasser oder in Luft halten.

Liegt die Rotationsachse horizontal, so ist zugleich die Wirkung der Schwerkraft eliminirt, während bei verticaler Stellung der Rotationsachse Centrifugalkraft und Schwerkraft induciren. Demgemäss stellen sich Keimpflanzen [illegible]

1) Sachs (Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 217) nennt einen solchen Drehapparat »Klinostat«.

2) Abbildung und Beschreibung in den Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen 1881, Heft 1, p. 57.

3) Nach der bekannten Formel über Centrifugalkraft ist diese dem Radius direct und dem Quadrate der Umlaufszeit umgekehrt proportional. Wird also eine bestimmte Schwungkraft durch Verlängerung des Radius erzielt, so wird die wachsende Wurzelspitze mit Entfernung vom Rotationscentrum nicht in dem Maasse dem Einfluss stärkerer Centrifugalkraft ausgesetzt, als es bei Erreichung derselben Schwungkraft mit kleinerem Radius der Fall sein würde.

der weniger in Richtung der Resultante beider und werden um so mehr der orizontalen genähert, je ansehnlicher die Centrifugalwirkung ist[1]. Die bei nderer Achsenneigung, sowie die bei intermittirender, resp. unregelmässiger otation eintretenden Erfolge sollen hier nicht discutirt werden[2].

Eine gleichzeitige Eliminirung geotropischer und heliotropischer Krümmung lässt sich mit dem in Fig. 33 abgebildeten Apparate erhalten, indem die ıngsam rotirende horizontale Achse parallel zum Fenster gestellt wird[3]. Zwar ommen jetzt die Versuchsobjecte, die etwa auf einem Brod- oder Torfwürfel ıltivirt werden, abwechselnd auf Licht- und Schattenseite, doch ist bei den enkrecht gegen das Substrat und die Achse gerichteten Objecten die Lichtirkung symmetrisch vertheilt. An den parallel der Achse und senkrecht gegen ie Substratflächen des Brod- oder Torfwürfels gerichteten Pilzfäden und Keimflanzen konnte Sachs dagegen eine schwache heliotropische Beugung bemeren, die offenbar durch den von der Achse geworfenen Schatten veranlasst war.

Um bei Eliminirung des Geotropismus heliotropische Wirkungen zu erzielen, ann man die lothrecht gegen die horizontale Drehachse gerichteten Objecte so ıfstellen, dass deren Längsachse senkrecht von einseitigem Licht getroffen wird, elches von einem Heliostaten oder von einer Lampe geliefert wird. Unter solıen Umständen konnte Wiesner an manchen wenig gegen Licht empfindlichen flanzen noch Heliotropismus erzielen, an denen dieser, des überwiegenden chtenden Einflusses der Schwerkraft halber, sonst nicht deutlich hervortrat[4].

Liegen nicht gerade, sondern schief gerichtete oder gekrümmte Pflanzen or, so bedarf es, um einen Ausschluss von Heliotropismus und Geotropismus ı erreichen, unter Umständen besonderer Maassregeln, die hier nicht weiter eleuchtet werden sollen.

Wurden auch schon von Hunter[5] in einem rotirenden Fass Samen zum Keimen gebracht, so hat doch erst Knight[6] Versuche ausgeführt, in denen erwiesen wurde, dass die Centrifugalkraft auf die Pflanzenbewegungen wie Schwerkraft wirkt. Von diesem ausgezeichneten Forscher wurde die Schwerkraft richtig als Ursache der Aufwärts-, resp. Abwärtskrümmung von Stengel, resp. Wurzel erkannt, während bei früheren Autoren ein solcher Causalzusammenhang entweder gar nicht oder doch nicht bestimmt angenommen und durch Thatsachen gestützt ist[7]. In principieller Hinsicht bieten die Rotationsversuche von

---

1) Vgl. Wigand, Botan. Untersuchungen 1854, p. 149; Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 863, Bd. 3, p. 111.

2) Vgl. Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 107. — Ueber die Bedeutung des mit der entrifugalkraft gesteigerten statischen Moments vgl. II, § 68.

3) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 216.

4) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 55; 1880, II, p. 76; H. Müler, Flora 1876, p. 67. — In diesen und anderen Fällen ist den autonomen Nutationen Rechıung zu tragen. Bei pendelartigen Nutationen wird am besten die Aufstellung so gewählt, ass Licht oder Schwerkraft senkrecht gegen die Nutationsebene gerichtet sind. Sachs, Arbeit. l. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 405; Wiesner, Die undulirende Nutation d. Internodien 1878, p. 7, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1.

5) Nach de Candolle (Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 556). Das Original (Transact. Soc. mp. med. 1800, II) kenne ich nicht.

6) Philosoph. Transactions 1806, I, p. 99. Knight benutzte ein Wasserrad und stellte Rotationsversuche um horizontale und verticale Achse an.

7) Vgl. die Lit. bei Cisielski, Unters. über die Abwärtskrümmung d. Wurzel 1871 (Dissert.). Diese Arbeit ist, jedoch ohne die ausführliche Literaturübersicht, auch in Cohn's Beirägen zur Biologie 1871, Bd. 1, Heft 2, enthalten.

Dutrochet, Wigand, Hofmeister[1] nichts Neues, und wenn auch von den beiden zuerst genannten Forschern langsame Rotation um horizontale Achse angewandt wurde, so erkannten sie dieselbe doch nicht als Mittel, um geotropische Krümmungen zu eliminiren. Richtig gewürdigt und in Verwendung gezogen wurde diese Methode erst durch Sachs. Allerdings war in Knight's Versuchen mit schneller Rotation um horizontale Achse die Schwerkraft eliminirt, indess zugleich Centrifugalwirkung an deren Stelle getreten.

Mechanik der heliotropischen und geotropischen Bewegungen.

§ 64. Die Befähigung zu heliotropischen und geotropischen Krümmungen erlischt in den meisten Organen mit dem Wachsthum, erhält sich aber noch weiterhin in den nyctitropische Bewegungen ausführenden Gelenken und in den Knoten der Grashalme. Während aber in den Gelenken wie die nyctitropischen, so auch die geotropischen und heliotropischen Bewegungen ohne Wachsthum (vgl. Bd. II, p. 295) zu Stande kommen, vermittelt letzteres die geotropische Krümmung in den Grasknoten, die, nach dem Einstellen des Wachsthums in verticaler Lage, noch längere Zeit geotropische Wachsthumsfähigkeit bewahren, bis endlich mit höherem Alter auch diese Eigenschaft verloren geht.

Ohne Wachsthum werden also Richtungsbewegungen nur in den Bewegungsgelenken ausgeführt; so weit bekannt, sind aber sämmtliche zu nyctitropischen Bewegungen befähigten Blattgelenke von Leguminosen, Oxalideen u. a. geotropisch und heliotropisch empfindlich, und zwar haben die bisherigen Erfahrungen nur negativen Geotropismus und positiven Heliotropismus ohne Wachsen kennen gelernt. Ferner sind Richtungsbewegungen ohne Wachsthum nur für Gewebecomplexe, nicht für einzellige und auf dem Querschnitt einzellige Objecte bekannt[2], die, nach den freilich noch spärlichen Beobachtungen, nur so lange sie wachsen, geotropisch oder heliotropisch reagiren.

Geotropismus und Heliotropismus mit und ohne Wachsen sind aber in causaler Hinsicht innig verkettet, da in beiden Fällen die Ursache der Bewegung in Turgorkräften liegt, die in den Gelenken nur Dehnung elastischer Membranen, in andern Gewebecomplexen aber Wachsthum erzielen. Dass demgemäss in jugendlichen Gelenken mit der Bewegung ein gewisses Wachsthum verknüpft ist, dass ferner an umgekehrten Bohnenpflanzen das nun erdwärts gewandte active Schwellgewebe als Folge der excessiven geotropischen Beugung ein gewisses Wachsthum erfährt, ist schon erwähnt[3], und weiterhin werden wir noch erfahren, wie in durch Wachsthum sich krümmenden Geweben die durch Turgorkraft erzielte Dehnung die Ursache des Wachsens wird, das auch in den Grasknoten durch eine geotropisch erzielte Steigerung des Turgors veranlasst wird (Bd. II, § 66).

Die Grasknoten sind länger zu geotropischen Krümmungen befähigt, weil ihre Zellwandungen viel später, als die übrigens in der Jugend geotropischen

---

1) Vgl. die Kritik bei Sachs, l. c., p. 212. — In Dutrochet's Versuchen mit langsamer Rotation drehte sich die Achse nicht mit gleichförmiger Schnelligkeit. — Cisielski (Cohn's Beiträge, l. c., p. 8) benutzte eine aufwärts zielende Centrifugalkraft, indem er ein aufwärts gerichtetes Pendel schnelle Schwingungen machen liess.

2) Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 218.

3) Vgl. II, § 13. — Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 139.

Internodien der Halme, eine zum Wachsen ungeeignete Beschaffenheit annehmen[1]. In analoger Weise bevorzugt sind auch an nicht wenigen andern Pflanzen die längere Zeit wachsenden und wachsthumsfähig bleibenden Partien der Stengelknoten, die wie bei Tradescantia, Polygoneen, Sileneen öfters durch Anschwellung sich bemerklich machen[2]. Nach dem Horizontallegen richten sich solche Stengel wesentlich durch geotropische Krümmung in den Gelenken auf, doch wirken auch gewöhnlich Beugungen in den Internodien mit, wie es auch zutrifft, wenn Grashalme zum Experimente genommen werden, deren Internodien noch im Wachsthum begriffen sind. Auch bei heliotropischen Krümmungen kann man die Bevorzugung der Knoten bei Sileneen u. s. w. wahrnehmen. Ob bei diesen die Krümmungsfähigkeit noch bleibt, nachdem bei aufrechter Stellung das Wachsthum aufhörte, ist noch nicht näher untersucht[3].



Fig. 34. Der zuvor gerade Halm von Triticum vulgare hat, horizontal mit dem unteren Ende in feuchten Sand gesteckt, in 24 Stunden die in der Figur dargestellte Krümmung im Gelenke ausgeführt.

In nicht wachsenden Gelenken und in den wachsenden Grasknoten (Fig. 34) vollzieht sich die Krümmung, durch welche das Blatt oder der Grashalm unter Umständen um mehr als 60 Grad bewegt wird, in einer nur einige Millimeter langen Zone, die demgemäss zu einem oft kleinen Krümmungsradius gebogen wird. In der Natur wird übrigens die Aufrichtung gelagerter Gräser gewöhnlich durch gleichzeitige Krümmung in zwei oder einigen Knoten vermittelt, und häufig genug dient dieses Mittel dazu, niederliegende Grashalme in verticale Stellung zurückzuführen. Begreiflicherweise fällt der Krümmungsradius gewöhnlich nicht so klein aus, wenn eine längere wachsende Zone die Bewegung bewerkstelligt, doch wird z. B. die geotropische Abwärtskrümmung senkrecht aufwärts gerichteter Wurzeln in einem sehr scharfen Bogen vollführt.

Die Längendifferenz der concaven und convexen Kante fällt natürlich um so ansehnlicher aus, je weiter die Krümmung fortschreitet und je dicker das Object ist. Dabei nimmt nicht in Gelenken, wohl aber in wachsenden Organen

---

1) Ueber die geotropischen Krümmungen der Grasknoten vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 204; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 473. Anatomisches ausserdem bei Schwendener, Das mechan. Princip im anatom. Bau d. Monocotylen 1874, p. 92.

2) Die bevorzugte geotropische Krümmungsfähigkeit an den Stengelknoten von Mercurialis bemerkte Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 68. Ueber das Verhalten d. Knoten einiger Pflanzen vgl. de Vries, l. c., p. 476. Bei Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen 1880, II, p. 32, sind auch Mittheilungen über die heliotropische Empfindlichkeit der Knoten zu finden.

3) Nach Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 285; Bot. Ztg. 1869, p. 95) sollen ausgewachsene Blattstiele des Epheus noch geotropisch krümmungsfähig sein, was indess von Frank (Bot. Ztg. 1868, p. 614) bestritten wird. Ebenso dürfte die Angabe Hofmeister's (Pflanzenzelle, p. 289) zu prüfen sein, dass in Blattstielen von Epheu und in Wurzeln von Ranunculus aquatilis nach dem Auswachsen noch heliotropische Krümmungen hervorgerufen werden.

die neutrale Achse an Länge zu, und während so bei Gelenken die Concavseite immer verkürzt wird, hängt es, wie Bd. II, § 41 und 56 hervorgehoben, von verschiedenen Umständen, so namentlich von der mittlern Wachsthumsschnelligkeit, der Krümmungsgrösse, der Dicke der Objecte ab, ob in wachsenden Theilen die concav werdende Flanke kürzer oder länger wird, oder ihre Länge während der Krümmung nicht ändert.

Wie aus den unten angeführten Beobachtungen verschiedener Forscher hervorgeht, wird bei der geotropischen Krümmung in Grasknoten die Concavseite immer verkürzt und mässigere Verkürzung häufiger bei geotropischer und heliotropischer Beugung in nicht zu schnell wachsenden Pflanzentheilen beobachtet, während in schnell wachsenden Organen gewöhnlich auch die Concavseite während der Krümmung verlängert wird. Dass dieses in Wurzeln als Regel zutrifft, erklärt sich wohl auch aus der verhältnissmässig geringeren Verholzung der Gefässbündel, die als passive Gewebe, sofern sie die Krümmung nicht überhaupt verhindern, ein den Gelenken sich um so mehr annäherndes Verhältniss herstellen, je ansehnlicher der Widerstand wird, den sie dem Wachsen der activen Gewebe entgegensetzen. Die gleichzeitige Verlängerung von Concav- und Convexseite kann man mit Hofmeister[1] demonstriren, indem man z. B. ein gerades Stengelstück mit seinen beiden Enden unverrückbar auf eine Glasplatte befestigt und nun diese gegen das Licht wendet (oder horizontal, das Stengelstück abwärts, aufstellt). In Folge heliotropischer (oder geotropischer) Wirkung hebt sich dann das Stengelstück von der Platte ab und zu dem Ende musste natürlich die dieser zugewandte concave Seite entsprechend wachsen.

Wie in den Gelenken kommen auch an Grasknoten bei genügender Krümmung durch Compression der Gewebe auf der Concavseite Faltungen zu Wege, die auch an Stengeln bei heliotropischer oder geotropischer Krümmung zuweilen in merklicher Weise erzeugt werden.

Gegenüber der Wachsthumsschnelligkeit geradlinig fortwachsender Organe wurde in allen Versuchen eine entschiedene Verlangsamung der Zuwachsbewegung auf der in Folge positiver und negativer geotropischer oder heliotropischer Krümmung concav werdenden Seite beobachtet. Nach den bisherigen Beobachtungen erfährt die convexe Flanke durchgehends eine geringere Wachsthumsbeschleunigung, und in manchen Versuchen blieb es zweifelhaft, ob überhaupt eine solche eintrat. Hiernach wird also in den sich heliotropisch oder geotropisch krümmenden Organen die mittlere Wachsthumsschnelligkeit das Wachsthum der der neutralen Achse entsprechenden Faser verlangsamt. Dieses Resultat hat sich sowohl in den weiterhin mitgetheilten directen Messungen als auch aus dem Vergleich der Zelllänge ergeben, denn Sachs fand in geotropisch gebeugten Wurzeln die Zellen der Convexseite kaum länger, die der Concavseite aber kürzer, als in den gerade bleibenden Zonen derselben Wurzel.

Aehnliche Verhältnisse dürften wohl für einzellige Pflanzentheile gelten, an denen bisher nicht näher geprüft ist, wie gegenüber der Wachsthumsschnelligkeit gerade bleibender Objecte die Zuwachsbewegung in der Zellhaut auf der Convex- und Concavseite verändert wird. Auch sind bisher keine einzelligen oder an

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 86. — Zur Demonstration des Heliotropismus wird man die Glasplatte am besten die Vorderwand eines Kastens bilden lassen.

einer Zellkette gebildeten Objecte constatirt, deren in normaler Lage eingestelltes Wachsthum durch heliotropische oder geotropische Wirkung nochmals veranlasst werden könnte.

In wachsenden Organen fällt die ansehnlichste geotropische und heliotropische Krümmungsfähigkeit vielfach in die Zone der schnellsten Zuwachsbewegung. So wurde es von Frank und Sachs für geotropische Bewegungen von Wurzeln, von Sachs auch für negativ geotropische Stengel gefunden, ein gleiches Resultat erhielt ferner H. Müller für positiv heliotropische Krümmungen von Stengeln und für negativ heliotropische Bewegungen der Wurzeln von Monstera Lennea und Chlorophytum. Mit der Zone ausgiebigsten Wachsthums fällt dagegen nicht der erst in etwas älteren, jedoch noch wachsenden Stengeltheilen von Tropaeolum u. a. eintretende negative Heliotropismus zusammen, während der positive Heliotropismus dieser Objecte in jüngern und schnell wachsenden Partien ausgeführt wird[1]. Auch lehren u. a. junge Grashalme, dass die ausgiebigste geotropische Krümmung nicht nothwendig an das schnellste Wachsen in normaler Lage gekettet ist, denn in jener krümmen sich zwar auch die noch wachsenden Internodien, doch wird die ansehnlichste Bewegung durch die in bevorzugter Weise krümmungsfähigen Knoten vermittelt.

In den Stengeln von Tropaeolum u. s. w. sind somit nicht alle wachsenden Partien an der heliotropischen Beugung betheiligt, während nach Sachs in Wurzeln und Stengeln die ganze wachsende Zone an der Krümmung Theil nimmt[2]. Doch muss es immerhin fraglich erscheinen, ob dieses allgemein zutrifft, denn nach Wiesner[3] gilt gleiches auch hinsichtlich des Heliotropismus der Stengel der Keimpflanze von Erbse und Wicke, während bei der gegen einseitige Beleuchtung sehr empfindlichen Kresse ältere noch wachsende Stengeltheile nicht mehr heliotropisch empfindlich sind. Allerdings beugen sich auch letztere an den normal aufrecht stehenden Pflanzen, doch ist dieses Folge des von den überhängenden Partien ausgeübten mechanischen Zuges, denn diese älteren Theile bleiben ungekrümmt, wenn die einseitig beleuchteten Objecte um eine horizontale Achse langsam rotiren und die einseitige mechanische Wirkung damit eliminirt wird.

Die Form des Krümmungsbogens ist von verschiedenen Umständen abhängig, die wir übrigens hier nicht ausgedehnt behandeln können. Insbesondere fällt ins Gewicht, wenn wir von anderen äusseren Eingriffen absehen, die mit der Krümmung veränderliche Lage der Theile gegen die Richtung von Licht oder Schwerkraft, das allmähliche Erlöschen des Wachsthums in älteren Partien und damit zusammenhängend die Verschiebung der Zone maximalen Wachsthums; auch die Dicke der Objecte hat Bedeutung, da, wenigstens bei gleicher

1) Vgl. H. Müller, Flora 1876, p. 93, u. die p. 303 (Bd. II) mitgetheilten Thatsachen. Auf Grund des Zusammenfallens oder Nichtzusammenfallens der Zone stärksten Wachsthums mit der negativ heliotropischen Krümmung möchte H. Müller (p. 70 u. 93) zwei Arten von negativem Heliotropismus unterscheiden. Allerdings ist ja die Besonderheit dieser Fälle zu beachten, eine wirkliche Trennung ist aber auf Grund der derzeitigen Kenntnisse nicht geboten, und jedenfalls würde man mit gleichem Rechte den Geotropismus der Grasknoten und der nur während des Wachsthums zu Richtungsbewegungen befähigten Organe auseinanderreissen können.

2) Vgl. unten p. 315.

3) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 57, u. 1880, II, p. 6.

Spitze über die Verticale hinaus, weil einmal der durch geotropisc
inducirte Zustand noch einige Zeit nachwirkt (II, § 68) und ferner d
noch gegen die Verticale geneigten Zonen fortfahren, sich geotrop
richten. Auf die über die Verticale hinaus geneigte Spitze wirkt al
Schwerkraft in gerade umgekehrter Weise ein, und so wird erreicht
rückgängige Bewegung eintritt, welche den Spitzentheil mehr od
gerade richtet. So kommt es, dass die stärkste Krümmung häufig
einer Zone zu finden und fixirt ist, die während der Bewegung nicht
krümmungsfähigste war.

Ist nicht die ganze Bewegungszone, sondern, wie an den Wurze
Spitze geotropisch sensitiv (II, § 67), so gestalten sich allerdings d
nisse verwickelter, weil sich die von der Spitze auf die Krümmungszone
den Impulse und die Nachwirkungen dieser combiniren, doch entspr
den Erfahrungen von Sachs die endlichen Krümmungen der Wurzeln
meinen den Voraussetzungen, welche sich unter der Annahme ergebe
ganze sich bewegende Theil direct geotropisch empfindlich ist.

Analoges gilt hinsichtlich der heliotropischen Krümmungen [3],
unter normalen Verhältnissen, mit der Ablenkung orthotroper Orga
Verticalen, geotropische Wirkungen den heliotropischen entgegenar
ist früher erwähnt (II, p. 307), dass an manchen gegen einseitiges Lich
empfindlichen Wurzeln Heliotropismus erst mit Eliminirung der ge
Richtkraft nachgewiesen werden konnte, umgekehrt dominirt abe
lichtempfindlichen Pflanzen vielfach die heliotropische Bewegung der
die Wirkung des Geotropismus zurückgedrängt wird [4]. Uebrigens

---

1) Vgl. Sachs, Flora 1873, p. 328; Arbeit d. bot. Instituts in Würzburg
p. 454. Ueber Cotyledonen berichtet Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pf
p. 437 u. s. w.

2) Für den Fall, dass nicht die Spitze, sondern eine intercalare Zone im

heliotropischen und geotropischen Wirkungen wieder rückgängig gemacht werden, so lange sie nicht durch Wachsthum fixirt sind, und es ist leicht zu beobachten, wie eben heliotropisch gekrümmte Stengeltheile nach Aufhebung der einseitigen Beleuchtung sich wieder gerade strecken[1]).

Auf andere eingreifende Factoren, wie auf autonome Nutationen, auf die durch das Gewicht (resp. die statischen Momente) der Pflanzentheile erzielten mechanischen Wirkungen, gehen wir hier nicht weiter ein. Ebenso lassen wir hier andere äussere Einflüsse ausser Acht, die unter natürlichen Verhältnissen oft mitwirkend eingreifen (vgl. II, § 69 u. 74).

Die Schnelligkeit, mit der eine geotropische oder heliotropische Bewegung bemerklich und ausgeführt wird, schwankt nach den spezifischen Eigenschaften der Objecte innerhalb weiter Grenzen. In Versuchen von Sachs[2]) wurden u. a. horizontal gelegte dünnere Stengel in 3—5 Stunden, dickere Stengel in 24—36 Stunden geotropisch aufgerichtet, und die Spitze des hypocotoylen Gliedes von Beta vulgaris durchlief in einem Experimente Darwin's[3]) unter gleichen Umständen einen Winkel von 109 Grad in 3 Std. 8 Min. Den Anfang heliotropischer Bewegung konnte Darwin[4]) bei mikrometrischer Messung an den übrigens empfindlichen Cotyledonen von Phalaris canariensis 4—13 Minuten nach Beginn der einseitigen Beleuchtung beobachten. Die Bewegungsschnelligkeit steigert sich dann bis zu einem Maximum, um weiterhin wieder abzunehmen[5]). Bei schneller heliotropischer oder geotropischer Bewegung rückt wohl die Spitze des Pflanzentheils ziemlich geradlinig fort, während bei langsamerer Bewegung eine gekrümmte Linie von der Spitze beschrieben wird und ein mehr oder weniger ruckweises Vorgehen zu bemerken ist[6]).

Geotropismus. Die Zuwachsbewegung sich geotropisch krümmender und vertikal abwärts wachsender Wurzeln wurde vergleichend von Sachs[7]) studirt. Nachdem auf Wurzeln Marken von je 2 mm Entfernung aufgetragen waren, wurden zwei gleichartige Wurzeln hinter einer dünnen Glimmerwand in lockere Erde gebracht. Die eine Wurzel befand sich in Normalstellung, die andere war horizontal oder vertical aufwärts gerichtet. Nach der geotropischen Krümmung wurden Krümmungsradius und Bogenlängen mit Hülfe eines Glimmerplättchens mit eingeritzter Kreistheilung gemessen und berechnet (vgl. II, p. 88). In einem Versuch mit Vicia faba hatte u. a. die zum Vergleich dienende, normal stehende Wurzel in 14 Stunden in den 4 vorderen Zonen (= 8 mm) einen Zuwachs von 10,5 mm aufzuweisen. Die horizontal gelegte Wurzel bildete einen kreisförmigen Bogen von 135 Grad, und die 4 vorderen Zonen waren auf der convexen Seite um 10,8 mm, auf der concaven Seite um 6,1 mm verlängert, woraus sich ein Zuwachs der Mittellinie von 8,4 mm

---

1) Derartige Beobachtungen schon bei Bonnet, Nutzen d. Blätter 1762, p. 170; Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 320; Payer, Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 98, für Wurzeln; H. Müller, l. c., p. 91; Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 396.

2) Flora 1873, p. 327. 3) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 436.

4) L. c., p. 394. — Sehr schnell reagiren auch manche Gelenke gegen einseitiges Licht, z. B. die von Lourea vespertilionis (Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 63 u. 144).

5) H. Müller, Flora 1876, p. 88. Den mit der Bewegung verknüpften Stellungsänderungen gegen das einfallende Licht wurde in diesen Versuchen keine Rechnung getragen. Dagegen sorgte Wiesner (Die heliotrop. Erscheinungen 1878, I, p. 68) dafür, dass die Strahlen fortwährend möglichst senkrecht gegen die Concavität des Bogens fielen, erhielt übrigens ein wesentlich gleiches Resultat wie H. Müller.

6) Darwin, l. c., p. 358 u. 434.

7) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 463.

berechnet. Im Vergleich zu der gerade abwärts gewachsenen Wurzel betrug also die Zuwachsbeschleunigung der convexen Seite 0,3 mm, die Verlangsamung der concaven Seite 4,4 mm, die Verlangsamung der Mittellinie 2,4 mm. Ein ähnliches Resultat wurde auch in anderen Versuchen mit Wurzeln von Faba erhalten.

Zu gleichem Resultate führten die von Sachs[1] ausgeführten Bestimmungen der Zellenlänge in den gekrümmten und geraden Wurzelstücken. Gemessen wurden die Zellen der zunächst unter der Epidermis liegenden Parenchymschicht auf der convexen und concaven Seite und in den nächst angrenzenden, nicht gekrümmten Theilen. Indem aus den oberhalb und unterhalb der Krümmungszone erhaltenen Werthen das Mittel gezogen wurde, war der, aus den gegen die Spitze abnehmenden Zellenlängen entspringende Fehler möglichst eliminirt. Zugleich wurden die Krümmungsradien der concaven und convexen Seite bestimmt, und aus dem Vergleich dieser mit den bezüglichen Zellenlängen ergab sich, dass die geotropische Krümmung ohne Zelltheilungen ausgeführt war. Um die Differenzen der concaven und convexen Seite möglichst ansehnlich zu machen, wurde durch verticale Aufrichtung der Wurzeln eine scharfe Abwärtskrümmung erzielt. Aus den mit Vicia faba und Aesculus hippocastanum angestellten Versuchen sei hier das Resultat eines Experimentes mit den dicken Wurzeln der letztgenannten Pflanze mitgetheilt.

Die mittlere Länge der Zellen betrug an der convexen Seite in Theilstrichen des Mikrometers (1 Strich = 0,005 mm):

in der gekrümmten Zone auf		am geraden Stück	
der Convexseite	= 25,4	oberhalb der Krümmung	= 19,6
der Concavseite	= 9,3	unterhalb der Krümmung	= 21,2
Mittel aus beiden	= 18,7	Mittel aus beiden	= 20,4

Die Verlängerung der Zellen auf der Convexseite übertrifft also die mittlere Verlängerung in dem geraden Stück um 25,4—20,4 = 5,0 Striche, die Zellen der Concavseite aber haben sich um 20,4—9,3 = 10,8 Striche weniger verlängert, und das mittlere Wachsthum der gekrümmten Zone bleibt um 20,4—18,7 = 1,6 Strich zurück. Das Verhältniss der Radien des concaven und convexen Bogens wurde zu 1 : 3,0, das der bezüglichen Zellen zu 1 : 3,1 gefunden.

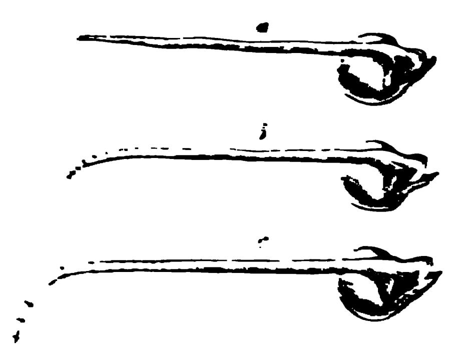


Fig. 35.

Auch Ciesielski[2] hat durch solche Messungen, in denen jedoch nur die Zellen des spitzenwärts gelegenen gekrümmten Stückes zum Vergleich gezogen wurden, gefunden, dass bei der geotropischen Krümmung der Wurzel das Wachsen der convexen Seite gefördert, das der concaven Seite stark verlangsamt wird.

Dass die stärkste Krümmung in der schnellst wachsenden Zone der Wurzel ausgeführt wird, ist schon ohne weitere Messungen aus Fig. 35 zu ersehen. In a ist eine Erbse dargestellt, auf deren Wurzel eben [illegible] mm von einander abstehende Tuschmarken getragen wurden, in b ist dasselbe Object nach [illegible] Stunden, in c nach 12 Stunden dargestellt, während welcher Zeit die horizontal aufgestellte Keimpflanze in einem dampfgesättigten Raume gehalten war. Die stärkste Krümmung ist da eingetreten, wo das stärkste Wachsthum durch das Auseinanderrücken der Marken angezeigt wird. Diese Thatsache wurde von Frank[3] gegenüber Hofmeister[4] richtig gestellt, nach welchem die Wurzel in der Region der [illegible] Zellstreckung sich nicht mehr krümmen sollte. Näher wurde dann diese Sache

[1] L. c. p. [illegible]

[2] Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. 1, Heft 2, p. 18. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1868, p. [illegible] [illegible] die ungleiche Länge der Zellen auf der concaven und convexen Seite.

[3] L. c. p. [illegible] [4] Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 94.

von Sachs[1]) an Haupt- und Nebenwurzeln verfolgt. Nach diesem Forscher nehmen alle wachsenden Zonen an der Krümmung Theil, doch mag für concrete Fälle auch Frank's Annahme richtig sein, nach der in den nur in geringerem Grade wachsenden Zonen keine Krümmung eintritt.

An sich geotropisch krümmenden Stengeltheilen, namentlich an dickeren Blüthenstengeln, maass Sachs[2]) die Zuwachsbewegung auf der concaven und convexen Seite durch Anlegen einer auf Papier gedruckten Millimetertheilung. Auf diesem Wege wurde das schon oben mitgetheilte Resultat gewonnen. Verkürzung der concaven Seite, die übrigens meist weniger als 1 Proc. betrug, wurde namentlich in langsamer wachsenden älteren Theilen beobachtet und trat entweder bald nach begonnener Krümmung oder auch später ein, nachdem zuvor die Concavseite eine geringe Verlängerung erfahren hatte. An den untersuchten Objecten fand Sachs die ganze wachsende Region, natürlich in sehr ungleichem Grade, an der Krümmung betheiligt.

Ein übereinstimmendes Resultat lieferten auch von Sachs[3]) ausgeführte Versuche, in denen die Längendifferenzen isolirter Rinden- und Markstreifen aus geraden und geotropisch gekrümmten Stengeltheilen verglichen wurden. Als eine Folge des beschleunigten Wachsthums erwies sich ein der Convexseite entnommener Rindenstreif länger, als ein Rindenstreif, der einem sonst gleichartigen, jedoch in verticaler Stellung gebliebenen Stengel entnommen war, während ein von der langsamer gewachsenen Concavseite stammender Rindenstreif kürzer war. Auch ist leicht einzusehen, warum der Längenunterschied zwischen isolirten Rinde- und Markstreifen des gekrümmten Sprosses, gegenüber dem ungekrümmten Spross, für die Rinde der Convexseite verringert, für die Rinde der Concavseite vergrössert war.

Sehr ansehnlich und öfters mit starker Faltenbildung verknüpft ist die Verkürzung der Concavseite in den geotropisch sich aufwärts krümmenden Knoten. In den freilich dicken Knoten von Cinquantinomais fand u. a. Sachs[4]) die Oberseite während der Krümmung von 4,3 mm auf 2,5 mm verkürzt und zugleich die Unterseite von 4,1 mm auf 9,0 mm verlängert. Uebrigens ist auch ein Versuch angeführt, in dem die Oberseite während der Krümmung gleiche Länge bewahrte. Werden die gekrümmten Knoten umgekehrt, so strecken sich dieselben wieder gerade, ihre fernere geotropische Krümmungsfähigkeit ist aber damit erloschen, da sie eben nur begrenzt sich zu verlängern vermögen, übrigens auch mit dem Alter ihre Wachsthumsfähigkeit verlieren.

Auch in den Grasknoten findet Sachs die Verlängerung der Convexseite allein durch Zellstreckung vermittelt und, wie auch in Gelenken, können diese sich verlängernden Zellen an radialem Durchmesser abnehmen, während die comprimirt werdenden Zellen der concaven Seite daran gewinnen. Analoge Gründe führen wohl auch herbei, dass ohne eine Verkürzung der Concavseite die Zellen dieser nach Sachs[5]) an gekrümmten Wurzeln von Vicia faba und Aesculus hippocastanum in radialer Richtung einen etwas grösseren Durchmesser besitzen, als die Zellen der Convexseite. Uebrigens soll nach Cisielski[6]) auch das Umgekehrte vorkommen, und als endlicher Erfolg der in der Convexseite energischer thätigen Wachsthumskräfte ist solches immerhin denkbar. Ein Erfolg dieses gesteigerten Wachsthumsbestrebens ist es ja auch, wenn an horizontal gelegten, aber gewaltsam an der Beugung gehinderten Grasknoten die Unterseite durch Wachsthum wulstartig anschwillt[7]).

Heliotropismus. Dass positiv heliotropische Krümmungen in der wachsenden Region ausgeführt werden, wurde von Sachs[8]) hervorgehoben. H Müller constatirte dann[9]) im Näheren, dass die ansehnlichste positiv heliotropische Beugung mit der Zone stärksten

1) L. c., p. 440, 454, 612. — Aehnliche Resultate lieferten auch die Versuche von N. J. C. Müller, Bot. Ztg. 1869, p. 390, u. Cisielski, l. c., p. 4.

2) Flora 1873, p. 324.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 193. — Aehnliche Resultate schon bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 507. Vgl. auch Frank, l. c., p. 67.

4) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 206.

5) L. c., p. 462 u. 469.

6) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. 2, Heft 2, p. 18.

7) De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 482.

8) Experimentalphysiol. 1865, p. 41.

9) Flora 1876, p. 69 u. 92.

Wachsthums zusammenfällt und übrigens, wie beim Geotropismus, das Wach
Concavseite jedenfalls gehemmt wird. Gegenüber dem mittleren Wachsthum
Zuwachsbewegung der Convexseite beschleunigt zu werden, doch hat Müller d
nicht endgültig entschieden. Zum Belege gebe ich hier den von H. Müller mi
Versuch mit Valeriana officinalis. Ein abgeschnittener Stengel dieser Pflanze wu
Tuschmarken in 20 mm lange Zonen getheilt und dann einseitig beleuchtet. Im
sind die nach 5 Stunden auf Lichtseite und Schattenseite gemessenen Zuwachse f
einander folgenden Zonen mitgetheilt, und aus den angeführten Werthen ist z
dass da, wo die Längendifferenz zwischen Concav- und Convexseite am grössten,
tropische Krümmung also am ansehnlichsten war, die grösste mittlere Wachsth
ligkeit sich befand.

Zuwachse pro 20 mm		Differenz	Mittl. Wachsth.
a) der Lichtseite	b) der Schattenseite	b — a	$\frac{a+b}{2}$
mm	mm	mm	mm
0,5	0,7	0,2	0,6
0,7	1,1	0,4	0,9
1,0	1,7	0,7	1,35
1,0	1,9	0,9	1,45
0,9	1,6	0,7	1,25
0,6	1,1	0,5	0,85
0,4	0,7	0,3	0,55
0,1	0,3	0,2	0,2

Die analogen Resultate, welche H. Müller mit den negativ heliotropischen Wu
Monstera Lennea und Chlorophytum erhielt, sind von demselben nicht näher m
Dieses übereinstimmende Verhalten positiv und negativ heliotropischer Organe ist
halb beachtenswerth, weil bei negativem Heliotropismus gerade das Wachsthum
tenseite gehemmt wird, allseitige Beleuchtung in gleicher Weise eine Retardirun
wachsbewegung in positiv und negativ heliotropischen Organen bewirkt (vgl. II, p

Die Vertheilung der Zuwachsbewegung in der Krümmungszone

§ 65. Die heliotropischen und geotropischen Bewegungen sind d
auslösende Wirkung von Licht oder Schwerkraft nur veranlasst, werd
durch diejenigen mechanischen Mittel ausgeführt, welche überhaupt zu
lung von Wachsthums, resp. Dehnungsleistungen in der Pflanze dienen
ausgelösten Arbeitskräfte reichen aber nicht nur aus, die in der Beweg
thige innere, sondern auch noch eine erhebliche äussere Arbeit zu leiste
der sich geotropisch aufwärts krümmende Blüthenschaft, Grashalm u. s.
dabei die oft erhebliche Last der oberhalb der Bewegungszone liegende
und ein sehr ansehnlicher Gegendruck ist nöthig, um die angestrebte Kr
zu verhindern. Ebenso verhält sich auch die Wurzel, die durch entsp
des actives Wachsthum sich krümmt, keineswegs aber sich positiv geo
bewegt, weil, wie Hofmeister annahm, das von dem Gewicht des Spitz
herrührende statische Moment die Bewegungszone wie eine plastisch
beugt und hierdurch Wachsthum in derselben hervorruft.

Die geotropische oder heliotropische Bewegung vermittelnden Arbei
werden auch ausgelöst, wenn die Ausführung der Bewegung mechan
hemmt ist, und geben sich dann als Druck gegen die Widerlage zu er

Aus der zur Hemmung der Bewegung nöthigen Kraft lässt sich die Intensität der ausgelösten Betriebskraft annähernd bemessen[1]. Mit Beseitigung der äusseren Hemmung wird dann die in Folge des inducirten Zustands angestrebte (potentielle) Bewegung in Action gesetzt, und besonders schnell krümmt sich unter solchen Umständen ein Gelenk von Phaseolus u. s. w., in dem nur elastische Dehnung zu Wege kommt, doch auch in horizontaler Lage festgehaltene Stengeltheile führen nach der Befreiung in Folge der angehäuften Spannungen sogleich eine gewisse und zuweilen ansehnliche Bewegung aus, um dann noch weiterhin sich relativ schnell geotropisch zu bewegen[2].

Die thatsächliche geotropische oder heliotropische Krümmung ergibt sich aber als Resultat aus den Wachsthums-, resp. Dehnungsbestrebungen activer Gewebe und den diesen entgegentretenden Widerständen. Ohne Rücksichtnahme auf einzellige Objecte und die innerhalb der Zellen sich abspielenden Vorgänge soll an dieser Stelle nur im Allgemeinen in Erwägung gezogen werden, welche Gewebeelemente activ in heliotropische und geotropische Bewegungen eingreifen. Diese entstehen in Gewebecomplexen in erster Linie durch den Antagonismus der vereinigten Elemente, und eines activen Krümmungsstrebens in der einzelnen Zelle bedarf es nicht, obgleich wohl möglich, jedoch noch nicht entschieden ist, dass auch in den einzelnen activen Zellen, analog wie in einzelligen Objecten, eine geotropische oder heliotropische Krümmung angestrebt wird[3]. Wird aber durch das ungleiche Verlängerungsstreben antagonistischer Gewebe eine Bewegung erzielt, so werden natürlich auch passive, d. h. von der auslösenden Wirkung des Lichts oder der Schwerkraft nicht direct berührte Elemente mit gekrümmt, und sofern diese wachsthumsfähig sind, können auch sie in Folge der mechanischen Dehnung wachsen. Das thatsächliche Wachsthum kennzeichnet also ein Gewebe noch nicht als activ an der Bewegung betheiligt, das Unterbleiben dieser schliesst aber die Existenz von Krümmungsbestrebungen nicht aus, die bei richtiger Vertheilung genügend widerstandsfähiger Elemente nicht zur Ausführung kommen können.

Inactiv in dem bezeichneten Sinne sind jedenfalls todte Elementarorgane, uch wird dem centralen Gefässbündel in den Bewegungsgelenken von Leguninosen sicher keine active Rolle zufallen, die wohl der Regel nach den Gefässündeln, wenigstens den verholzteren Elementen dieser abgehen mag. Die enaue Präcisirung der thatsächlich activen Elemente ist aber keineswegs leicht. Denn die Erfahrungen an isolirten oder gespaltenen Theilen sind, namentlich ei negativem Resultate, nicht ohne weiteres beweisend, da die Auslösung von iner mit der Trennung aufgehobenen Wechselbeziehung abhängen kann, wie

1) Vgl. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 97 u. 144. Ebenso bedarf es ja einer gewissen Kraft, um die in Folge eines Reizes angestrebte Bewegung im Gelenke von Mimosa udica aufzuhalten.

2) Sachs, Flora 1873, p. 204; de Vries, Sur l. causes d. mouvem. auxotoniques 1880, . 14, Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 15. Des Verhaltens der Grasknoten ist II, . 308 erwähnt. Ueber Nachwirkung vgl. II, § 68.

3) Nur in diesem Sinne habe ich (Osmot. Unters. 1877, p. 208) den Heliotropismus und eotropismus der Zelle dem der Gewebe gegenübergestellt, und sicher ist doch jedenfalls, ass auch ohne Krümmungsbestreben der einzelnen Zellen in Geweben eine Krümmungsewegung erzielt werden kann.

es an Organen zutrifft, deren Spitze allein heliotropisch und geotropi
sitiv ist (II, § 67). Auch die Gewebespannung in gekrümmten Orga
nicht unbedingten Aufschluss, da ein positiv gespannter Theil nicht noth
heliotropisch oder geotropisch afficirt sein muss, solches aber immerhin
negativ gespannten Geweben der Fall sein kann.

Nach den bisherigen Erfahrungen dürften besonders activ parenchy
Elemente sein, und unter diesen scheinen, nach den Versuchen mit i
Markgewebe zu urtheilen, Heliotropismus und Geotropismus in höhere
Veränderungen in den nach der Peripherie zu gerückten, als in den
gelegenen Partien hervorzurufen. Eine solche Anordnung bietet aber h
lich der Bewegungsmechanik thatsächlich Vortheile, da mit Entfernung
Mittellinie die Gewebestreifen bei longitudinaler Ausdehnung, resp. Ver
an einem längeren Hebelarm (dem Radius des Stengelquerschnitts) a
und so ein ansehnlicheres statisches Moment erzielen. Der Epidermi
scheint übrigens der Regel nach eine active Thätigkeit in heliotropisc
geotropischen Bewegungen nicht zuzufallen. Dabei kann aber selbst
actives Mark (oder anderes inactives Gewebe) die Ausgiebigkeit der hel
schen oder geotropischen Bewegung verstärken. Denn wie an einem Sc
dessen Längshälften aus ungleich dehnbarer Wandung bestehen, mit s
dem Druck des in den Hohlraum eingepressten Wassers die Beugung zu
wird im Allgemeinen auch das positiv gespannte Mark Wachsthum
Dehnungsdifferenzen der umgebenden Gewebe verstärken.

Für den Mangel eines activen Krümmungsbestrebens in dem Mark
die Beobachtung von Sachs[1] an Markprismen, die, nachdem sie von allem
den Gewebe befreit und durch Einlegen in Wasser turgescent gemacht
waren, weder in feuchter Luft noch im Wasser eine geotropische Krü
ausführten. Ein gleiches Verhalten fand de Vries[2] für den von seiner
dung befreiten centralen Theil des Grasknotens. Ferner beobachtete S
eine völlige Geradstreckung des aus einem geotropisch gekrümmten S
von Nicotiana tabacum isolirten Markes, und wenn in anderen Versuch
erhebliche Krümmung zurückblieb, so würde diese als Erfolg eines durc
gung erzielten Wachsthums verständlich sein.

Schneidet man aus Stengeln[4] oder Wurzeln[5] mediane Längsl
und stellt diese in horizontaler Lage so, dass die Schnittfläche vertical st
folgen jetzt von oben nach unten Epidermis, Rinde u. s. w., wie in d
tacten Pflanzentheil, und in analogem Sinn wie in diesem werden auch d
tropischen Krümmungen ausgeführt. Dreht man aber eine Stengellame
um ihre Längsachse, so dass die Schnittfläche nun horizontal liegt, so tr
geringe, zuweilen auch gar keine geotropische Krümmung ein.

Wird ein Stengel durch einen Medianschnitt in zwei Längshälften g
ten, so liegen nunmehr dorsiventrale Gebilde vor, an denen die un
Wachsthumsfähigkeit der Schnittfläche und der Epidermis ins Gewich

---

1 Flora 1873. p. 330. 2 Landwirthschaftl. Jahrb. 1880. Bd. 9. p. 482.
3 Experimentalphysiol. 1865 p. 517. Vgl. auch Frank, Beiträge zur Pflanzen
1868. p. 78.
4 Sachs, Flora 1873. p. 331.
5 Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873. Bd. I. p. 470.

Derartig gespaltene Grasknoten krümmen sich der nur sehr geringen Gewebespannung halber fast gar nicht, und nach dem Horizontallegen tritt negativ geotropische Krümmung ein, gleichviel ob die Schnittfläche erdwärts oder zenithwärts gewandt ist[1]. Andere Stengel krümmen sich freilich nach dem Spalten in Folge der Gewebespannung nach Aussen concav, doch ist an den horizontal liegenden Objecten gleichfalls negativ geotropische Wirkung zu bemerken, so dass an dem einen Stücke, dessen Schnittfläche erdwärts schaut, die Epidermis (Oberseite) langsamer wächst, als an dem anderen Stücke, dessen Epidermis die Unterseite bildet[2].

In Wurzeln überwiegt die Wachsthumsfähigkeit des den Gefässbündelcylinder umgebenden Gewebes derartig, dass, sofern nicht mechanische Hemmungen entgegentreten, in jeder Lage eine nach der Schnittfläche concave Krümmung eintritt, die allmählich den gespaltenen Theil gänzlich zurückkrümmt. Wird die Wurzel von der Spitze aus durch einen medianen Längsschnitt auf eine Strecke weit in zwei aufeinanderliegende Hälften gespalten und dann so aufgestellt, dass die Schnittfläche horizontal liegt, so krümmt sich die gespaltene wie die intacte Wurzel abwärts, die Verlangsamung des Wachsens auf der Concavseite wird aber dadurch bemerklich, dass die erdwärts gewandte Hälfte kürzer bleibt als die zenithwärts gewandte Hälfte[3].

Nach diesen Erfahrungen an gespaltenen Objecten dürften die Gewebe der concaven und convexen Seite gleichzeitig geotropisch (oder heliotropisch) afficirt werden, und dieses ist an unverletzten Bewegungsgelenken bestimmt zu erweisen. Wenn nämlich nach Umkehrung einer Bohnenpflanze eine sehr ansehnliche geotropische Krümmung in dem Blattgelenke ausgeführt wird, bleibt die Biegungsfestigkeit im Gelenke unverändert. Das ist aber nur möglich, indem die nun zenithwärts gewandte Gelenkhälfte an Expansionskraft verliert, während diese in der erdwärts gewandten Hälfte zunimmt. Denn da die durch den Geotropismus ausgelöste Expansionskraft, mit der das an der Bewegung gehemmte Gelenk seine Aufwärtskrümmung auszuführen bestrebt ist, 1,1 bis 2 Atmosphären erreicht, müsste die Biegungsfestigkeit jedenfalls in merklicher Weise sich ändern, wenn in nur einer Gelenkhälfte eine Aenderung der Ausdehnungskraft einträte[4]. Auch haben von Dr. Hilburg ausgeführte plasmolytische Versuche gezeigt, dass in der That die osmotische Leistung in den Zellen der concav werdenden Seite abnimmt, in den Zellen der antagonistischen Gelenkhälfte aber zunimmt, während Bohnengelenke eine geotropische Bewegung ausführen (vgl. II, § 66).

Nach Obigem dürfte wohl in unverletzten Pflanzentheilen die Wachsthumsthätigkeit in den Geweben der convex werdenden Hälfte gesteigert, der con-

---

1) Flora 1873, p. 330. Ausführlicheres bei de Vries, l. c., p. 483. — Auch aus Stielen von Hutpilzen entnommene Lamellen sind in solchem Sinne negativ geotropisch (Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 93).

2) Sachs, Flora 1873, p. 330.

3) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 470. Die bezüglichen Beobachtungen von Frank und Cisielski sind hier citirt und ist ebenso gezeigt, dass an den von ihrem Gegenpart befreiten Theilhälften positiv geotropische Wirkungen zur Geltung kommen. Mit Rücksichtnahme auf die Beschränkung der geotropischen Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze ist übrigens dieser Gegenstand noch nicht untersucht.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, p. 140 u. 145.

cav werdenden Hälfte verlangsamt werden. Aus der thatsächlichen Z
bewegung der antagonistischen Flanken in intacten Objecten kann ein
Schluss nicht ohne Weiteres abgeleitet werden. Zudem bedarf die V
samung der Wachsthumsschnelligkeit der Mittellinie noch ihre Erk
Uebrigens muss die Ursache hierfür nicht nothwendig in einer überwi
hemmenden geotropischen Beeinflussung der Concavseite liegen. Ist ob
nahme richtig, dann dürfte wohl die geotropische Wirkung in einem aus
artigen Zellen gebildeten Gewebe erzielen, dass die den Zellen direct in
Wachsthumsbestrebungen für jede folgende, sonst gleichwerthige Zelle
wird, wenn man in Richtung eines Querschnittes von der concav wer
zu der convex werdenden Seite übergeht [1].

Näheren Aufschluss über den Zusammenhang zwischen Wachsthumsthätig
geotropischer oder heliotropischer Bewegung haben namentlich die wiederholt cit
beiten von Sachs, ferner die Untersuchungen von Frank, Hofmeister, de Vries, I
gebracht. Als durch Wachsthumsvorgänge erzielte Krümmungen sind begreiflich
Geotropismus und Heliotropismus auch vo
Autoren angesprochen (wobei wir von den
des Wachsens durchaus absehen), nur der
Geotropismus der Wurzeln wurde von Kn
ein passives Phänomen angesehen, da nach
plastische Masse der Wurzel vermöge des
nach abwärts sich biegen sollte. Im Wes
hat diese Auffassung Hofmeister[3]) adoptirt
Abwärtskrümmung der Wurzeln der Beug
glich, welche an einer Siegellackstange eintr
diese in horizontaler Lage etwas hinter de
Ende durch Erwärmen erweicht wird. N
indess durch Frank[4]) u. a. Forscher mit a
denz dargethan, dass diese Theorie irrig is
es eines weiteren Eingehens auf dieselb
weniger, als einige sogleich zu erwähnend
sachen deren Unhaltbarkeit sofort darth
Wurzel krümmt sich nämlich mit erheblich



Fig. 36.

abwärts und vermag hierbei eine im Verhältniss zu dem Gewicht der Wurzelspitz
liche Last vor sich herzuschieben, während nach Hofmeister's Theorie die plastisch
zel durch eine solche nach Aufwärts gekrümmt werden müsste. Entscheidende V
dieser Art sind schon von Johnson[5]), ferner von Frank[6]), N. J. C. Müller[7]), Sach
gestellt worden.

Zur Ausführung von Johnson's Versuch kann man sich des in Fig. 36 abg

---

1) Vgl. auch Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 822.

2) Philosophical Transactions 1806, I, p. 104. Auch Bazin scheint nach den
Duhamel's (Naturgesch. d. Bäume 1765, II, p. 109) eine ähnliche Erklärung wie Kn
sucht zu haben.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 102. Auch die ferneren Versuche Hof
(Bot. Ztg. 1868, p. 273, u. 1869, p. 57) sind nicht geeignet, seine Theorie gegenüb
gend widerlegenden Thatsachen zu stützen. — Wigand's Ansicht (Botan. Unters. 185
dass die Abwärtskrümmung der Wurzel durch sackartige Erweiterung der nach U
wandten Zellen zu Stande komme, ist, wie schon Hofmeister (Jahrb. f. wiss. Bot., III
bemerkte, unhaltbar.

4) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 21.

5) Linnaea 1830, Literaturbericht p. 148.

6) L. c., p. 35.

7) Bot. Ztg. 1871, p. 719.

8) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 450.

Apparates bedienen. In dem mit Wasser gefüllten Glasgefäss *a* ist die Keimpflanze *c* an einem eingeklemmten Kork *b* befestigt. Die Wurzelspitze ist in aus Wachs gefertigtes und zum Zweck des Untersinkens mit einem Stückchen Drath beschwertes Becherchen *d* geführt, das in der Figur aufgeschnitten dargestellt ist. Dieses Becherchen hängt an dem über die Rolle *e* geführten Faden, dessen anderes Ende mit dem gewünschten Uebergewicht versehen wird. Betrug dieses weniger als 1 g, so vermochten die in den Versuchen von Sachs in feuchter Luft gehaltenen Wurzeln sich unter Hebung des Gewichtes geotropisch abwärts zu krümmen. Ebenso vermag auch eine geotropisch sich abwärts krümmende Wurzel bis zu einer gewissen Tiefe in Quecksilber einzudringen. Näheres über dieses in jüngerer Zeit von Frank u. A. verfolgte Phänomen findet man bei Sachs (l. c., p. 431 u. 451). Erwähnt sei auch noch, dass Seitenwurzeln schon vor dem Durchbrechen des Rindenparenchyms und auch dann sich beugen können[1]), wenn die krümmungsfähige Region ganz oder theilweise innerhalb der Wurzelhaube liegt, da nach Hofmeister's Angabe die von der Wurzelhaube ausgehende mechanische Hemmung eine Beugung unmöglich machen soll.

Ebenso ist auch Hofmeister's, auf unklaren Vorstellungen über Gewebespannung basirende Annahme irrig, nach welcher für negativen Heliotropismus eine hohe, für positiven Heliotropismus eine geringe Gewebespannung entscheidend ist. In den negativ geotropischen Stielen der Hutpilze[2]), ebenso in Grasknoten besteht u. a. eine nur sehr geringe Gewebespannung, und unter den negativ und positiv heliotropischen Organen werden gleichfalls Objecte mit geringerer und höherer Gewebespannung gefunden.

Nach einer geotropischen oder heliotropischen Bewegung werden wohl an den isolirten Gewebestreifen modificirte Längendifferenzen beobachtet (vgl. II, p. 315), doch bleiben dem Sinne nach die Spannungen dieselben, und z. B. in einem Stengel, dessen durch einen medianen Längsschnitt gewonnene Theilhälften klaffen, ist auch nach der Krümmung das centrale Gewebe positiv gegen das peripherische Gewebe gespannt. Demgemäss wird sich beim Längsspalten die Krümmung der concaven Hälfte verstärken, die der convexen Hälfte vermindern und bei genügender Spannungsdifferenz kann natürlich die Schnittfläche dieser convex werden. Aus dieser richtig gesehenen, aber missverstandenen Thatsache leitete Dutrochet[3]) den unrichtigen Schluss ab, dass der positive Heliotropismus allein durch ein Krümmungsstreben der Concavseite zu Stande komme.

Innere Ursachen der heliotropischen und geotropischen Bewegungen.

§ 66. Nachdem bis dahin heliotropische und geotropische Bewegungen bis auf Wachsthums-, resp. Dehnungsvorgänge zurückverfolgt wurden, soll nunmehr auf die zur Erzielung dieser letzteren dienenden mechanischen Mittel eingegangen werden. Heliotropismus und Geotropismus ohne Wachsthum hängen wohl allein von entsprechenden Turgordifferenzen ab, welche auch für die bezüglichen Wachsthumsbewegungen in vielen Fällen entscheidend sind. Ohne diese Ursache kommen indess in andern Fällen Wachsthumsunterschiede der antagonistischen Zellhäute zu Stande, die von anderen am Wachsthum betheiligten Factoren abhängen, sei es nun, dass eine Veränderung der Elastizität

1) Sachs, l. c., p. 615.

2) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 93.

3) Mémoires, Brüssel 1837, p. 322 u. 327. Schon Mohl (Vegetabil. Zelle 1851, p. 141) hat Dutrochet's Irrthümer hinsichtlich der auf Gewebespannung basirten Schlüsse aufgedeckt, ebenso gezeigt, dass die von Dutrochet behaupteten anatomischen Unterschiede negativ und positiv sich krümmender Organe nicht bestehen. — Beobachtungen über die in heliotropisch oder geotropisch gekrümmten Organen bestehenden Spannungen sind in den citirten Schriften von Sachs, Frank, Hofmeister (auch in dessen Zelle, p. 293) zu finden, ferner bei G. Kraus, Bot. Ztg. 1867, p. 129; Ratschinsky, Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV sér., Bd. 9, p. 172; Johnson, ebenda 1835, II sér., Bd. 4, p. 327.

hier eben von der durch Turgor vermittelten Dehnung abhängt.
erst das Wachsthum folgt, so wird die jüngst erzeugte Dehnung
lytischer Aufhebung des Turgors ganz oder theilweise rückgängi
aber erhält sich die Krümmung in Salzlösung, weil die Dehnung
thum fixirt ist. De Vries[1], welcher diese Versuche an geotropis
tropisch gekrümmten Stengeltheilen verfolgte, hat freilich schlecht
barkeit der Membran als constant vorausgesetzt. Aenderungen d
Beschaffenheit dieser, z. B. Verminderung des Elastizitätsmodulus
lich convexen Kante, würden aber auch, und selbst bei constante
Krümmungen führen können, die rückgängig zu machen sind,
Wachsthum der Membranen erfolgt. In der That wird nach Wiesner[2]
Heliotropismus die Elastizität der an der Lichtseite befindlichen Ze
etwas gesteigert, und so wirkt dann die relativ grössere Dehnba
lität) der Schattenseite mit, während zugleich der in dieser verm
die Krümmung erzeugen hilft. Ob auch im Geotropismus von d
änderung der Zellhaut abhängige Umstände eingreifen, ist noch
geprüft, immerhin aber wird nach den Versuchen von de Vries
complexen die Herstellung eines relativ höheren Turgors auf der
wohl den wesentlich entscheidenden Factor vorstellen, doch mu
wahrscheinlich dünken, dass auch hier gelegentlich die bei Krü
zelliger Objecte nothwendige Modification der Wachsthumsfähigk
bran mehr oder weniger eingreift.

Die Turgoränderungen kommen voraussichtlich wesentlich dur
Wirkungen zu Stande, doch ist die Entstehung eines gewissen Dr
Gestaltungskräfte im Protoplasma denkbar (I, § 11). Solche Kr
freilich auch in einer einzelnen Zelle die stärkere Dehnung einer
zielen, und bei Mangel bestimmter Untersuchungen kann man d
keit als wahrscheinlich unzulänglich nur deshalb bezeichnen, w
schein nach die Krümmungen einzelliger Objecte mit verhältniss

der concav werdenden Gelenkhälfte sinkt, mag auch in anderen Fällen, in denen entscheidende Versuche fehlen, auf solche Weise die Turgordifferenz hergestellt werden[1]. Für Gelenke ergibt sich Obiges aus der schon erwähnten Constanz der Biegungsfestigkeit nach einer geotropischen Bewegung, ferner aus Versuchen Dr. Hilburg's[2]), in denen die zur eben merklichen Contraction nöthige Concentration einer Salpeterlösung bestimmt wurde. Es zeigt sich dann, dass nach geotropischer Krümmung zur Contraction der Zellen in der jetzt erdwärts gewandten morphologischen Oberseite des Gelenkes eine Lösung höherer Concentration als zuvor nöthig war, während in der zusammengepressten morphologischen Unterseite das Umgekehrte der Fall war. Analog sank bei heliotropischer Krümmung der Turgor in der dem Licht zugewandten Gelenkhälfte.

Die zur Ausführung von Heliotropismus und Geotropismus führenden mechanischen Mittel müssen nicht unmittelbar Folgen des Eingriffs von Licht oder Schwerkraft sein, mögen vielmehr mit der nächsten Action dieser Agentien vielleicht durch eine ganze Reihe von Prozessen verkettet sein. In der Wurzel wenigstens wird von der allein empfindlichen Spitze der zum Geotropismus führende Impuls der Bewegungszone übermittelt, und in manchen Fällen ist die sich selbst nicht krümmende Spitze des Blattes derjenige Theil, in welchem allein einseitige Beleuchtung die zum Heliotropismus führende Auslösung zu erzielen vermag (II, § 67). Diese räumliche Trennung des sensiblen und des geotropische oder heliotropische Action vermittelnden Theils ist bedeutungsvoll für die richtige Auffassung dieser Bewegungen, da die zur Ausführung dienenden Mittel nicht durch directe mechanische Wirkungen von Licht oder Schwerkraft erzielt sein können. Das Gleiche wird im Allgemeinen auch dann gelten, wenn die bewegungsfähige Zone selbst sensibel ist, doch muss natürlich nicht in allen Fällen dieselbe Verkettung zwischen dem Reize und der mechanischen Ausführung der Bewegung bestehen. Insbesondere ist auch nicht zu vergessen, dass Heliotropismus die Folge einer spezifischen Sensibilität gegen einseitige Beleuchtung ist und demgemäss die aus dieser entspringenden Erfolge nicht mit der durch allseitige Beleuchtung erzielten Beeinflussung des Wachsens identisch sein müssen[3]).

Plasmolytische Versuche. Beim Einlegen von medianen Längslamellen aus heliotropisch gekrümmten Stengeln in Zuckerlösung fand Frank[4]), dass die erzielte Krümmung nicht ausgeglichen, also durch Wachsthum vermittelt wird. Mit Hülfe dieser plasmolytischen Methode zeigte dann weiterhin de Vries[5]), dass die eben entstandenen heliotropischen und geotropischen Krümmungen ganz oder theilweise rückgängig werden, jedoch bald nachher, indem der Dehnung Wachsthum folgt, das von Frank beobachtete Verhalten eintritt. De Vries legte die unverletzten Objecte in eine 20procentige Kochsalzlösung und bestimmte den Krümmungsradius der plasmolysirten Pflanzentheile in der die Lösung enthaltenden

---

1) De Vries (Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 17; Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 15) lässt unentschieden, ob nur in einer oder in beiden Hälften des sich krümmenden Organs Turgoränderungen vor sich gehen. — Wiesner (l. c.) hat gleichfalls keine in dieser Richtung entscheidenden Argumente beigebracht.

2) Untersuch. aus dem bot. Institut zu Tübingen 1881, Heft 1, p. 30.

3) Vorgänge, in denen zweifelhaft ist, in wie weit veränderte Sensibilität oder mechanische Actionsfähigkeit die Ursache der beobachteten Bewegung ist, finden II, § 68 Besprechung.

4) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 97.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 502. — Auch mit Knoten der Grashalme wurden entsprechende Resultate erhalten.

Glasschale, indem er diese mit ihrem flachen Boden auf ein System concentrische
stellte. Die Krümmungsradien einiger plasmolysirter und turgescenter Sprosse, so
Zeit, während welcher die horizontal gelegten Sprosse der Schwerkraft ausgesetzt
sind nach Experimenten von de Vries nachstehend mitgetheilt.

Junge Blüthenschäfte von		Dauer der geotropischen Krümmung	Krümmungsradius im Zustand a der Turgescenz cm	b der Plasmolyse cm	Differenz b − a
Plantago lanceolata	I	1 Std. 36′	10	22	12
	II	1 Std. 36′	9	12	3
	III	24 Std. *)	3	3	0
	IV	24 Std.	3	3	0
Papaver rhoeas	I	1 Std. 36′	4	7	3
	II	1 Std. 36′	4	12	8
	III	3 Std. 25′	4	8	4
	IV	24 Std.	4	4	0

*) Bei de Vries sind hier offenbar durch einen Druckfehler 24 Min. angegeben.

In seinen mit Keimlingen ausgeführten plasmolytischen Versuchen fand Wiesne
in den ersten Stadien heliotropischer Krümmung eine partielle Ausgleichung der Be
Gleiches wurde auch an dünnstengligen Keimlingen mittlerer heliotropischer Empfindl
(Raphanus) beobachtet, während dickstenglige Keimlinge (Vicia faba, Phaseolus
florus, Helianthus annuus) eine für das Auge unmittelbar wahrnehmbare Krümmun
mehr ausgleichen, und nach Eintritt deutlicherer heliotropischer Beugung sich so
Einlegen in Salzlösung stärker krümmen. Nach Wiesner ist dieses Folge davon, d
Wandungen der Lichthälfte in höherem Grade elastisch dehnbar, als die der dunkleren
tenhälfte werden, und deshalb die beleuchtete Flanke sich relativ stärker verkürzt,
durch Plasmolyse die bestehende Dehnung aufgehoben wird. Aus diesen und ans
senden Experimenten folgert Wiesner, dass die Elastizität der Zellwandungen bei pos
Heliotropismus von der Licht- zur Schattenseite abnehme. Auch hat v. Weinzierl[2] an
tropisch gekrümmten Pflanzentheilen Elastizitäts- und Festigkeitsmodulus für die Epi
der Lichtseite höher als für die Epidermis der Schattenseite gefunden.

Die Annahme Wiesner's (l. c., p. 22), dass negativ heliotropische Krümmung ent
indem die Zellwandungen der Schattenhälfte dehnbarer werden, ist vorläufig nur al
unerwiesene Hypothese ausgesprochen. Ebenso ist noch zu entscheiden, ob die U
des Geotropismus und Heliotropismus einzelliger Objecte in einer Aenderung der
schen Eigenschaften der antagonistischen Zellwandflächen oder in Nährstoffzufuhr,
haupt in irgend welchen anderen das Membranwachsthum einer Zelle beeinflusse
Factoren liegt. Die nächsten Ursachen der zu heliotropischer oder geotropischer K
mung führenden Wachsthumsvorgänge sind also keineswegs in allen Fällen in quantit
vielleicht auch nicht immer in qualitativer Hinsicht übereinstimmend. Schon diese
müssen auch äussere Einflüsse nicht immer denselben Effect erzielen und es muss

1) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 3.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1877, Bd. 76, Abth. 1, p. 434. — Vgl. dieses Buc
p. 14. — Hofmeister lässt heliotropische (ferner auch negativ geotropische Krümmungen
durch veränderte Dehnbarkeit der passiven Schichten zu Stande kommen, doch muss e
der unklaren Auffassung von Spannung und Wachsthum fraglich bleiben, ob Hofmeiste
veränderte Dehnbarkeit als Ursache des bezüglichen, zur Krümmung führenden Wac
sich vorstellte. In den früheren Arbeiten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 265, u. eb
1863, Bd. 3, p. 88) ist das wohl kaum geschehen, eher mag solche Anschauung Hofme
später (Pflanzenzelle 1867, p. 287) vorgeschwebt haben, wo er ausserdem eine Steigerung
Expansion des Schwellgewebes auf der convex werdenden Seite als eventuell gleichzeitig
wirkende Ursache anerkannte. Vgl. hierzu Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 497.

fraglich bleiben, ob allgemein bei maximaler Turgescenz die Bewegungen langsamer ausgeführt werden, als bei einem mittleren Turgescenzzustand, wie es Wiesner[1]) für den Heliotropismus von Keimpflanzen fand. Da übrigens bei gleichbleibender Turgordifferenz das Verhältniss des auf Licht- und Schattenseite bestehenden Turgors mit Steigerung dieses sich ändert, so ist auch verständlich, wie damit die Krümmung beeinflusst werden kann und die schnellste Krümmungsbewegung nicht mit der höchsten Turgescenz in der Pflanze zusammenfallen muss[2]). Zur Aufhellung dieser Verhältnisse reichen die bisherigen Untersuchungen nicht aus. Dass auch die von selbst nicht krümmungsfähigem Gewebe ausgehende Spannung in der Ausführung der geotropischen oder heliotropischen Krümmung einen mitwirkenden Factor bilden kann, ist bezüglich des Markes Bd. II, p. 318 angedeutet worden.

Wassergehalt. In heliotropisch oder geotropisch gekrümmten Pflanzentheilen fand G. Kraus[3]) die nach dem Isoliren getrocknete convexe Hälfte durchgehends procentisch ein wenig wasserreicher als die concave Hälfte, Wiesner[4]) konnte indess in heliotropisch gekrümmten Stengeln von Keimpflanzen einen solchen Unterschied nicht finden. Die von Kraus bemerkte ungleiche Wasservertheilung kommt nach diesem Forscher in der bezeichneten Weise an positiv heliotropischen, ebenso an negativ und positiv geotropischen Theilen zu Wege. Auch in nicht mehr krümmungsfähigen Theilen stellt sich nach dem Horizontallegen eine ungleiche Wasservertheilung ein, die indess in Stengeln und Wurzeln übereinstimmend zu einer Steigerung des Wassergehaltes der erdwärts gewandten Hälfte führt. Als eine erste Folge der da, wo es angeht, endlich zu Krümmungen führenden inneren Vorgänge würden solche Differenzen der Wasservertheilung wohl verständlich sein, doch muss es ferneren Forschungen überlassen bleiben, die Sache in causaler Hinsicht weiter aufzuhellen und eventuell zu erklären, warum nicht mehr krümmungsfähige Wurzeltheile sich nach dem Horizontallegen wie negativ geotropische Stengel verhalten. Jedenfalls kann es sich hierbei nur um Folgen innerer Vorgänge handeln, die sehr wohl aus einer Aenderung der osmotisch wirksamen Stoffe in den Zellen sich ergeben können, jedoch nicht unbedingt eine Folge dieser Ursache sein müssen, da ja auch Volumzunahme der Zellen durch ein von andern Factoren abhängiges Wachsthum veranlasst sein kann. Ebenso ist die ohne Wasseraufnahme erfolgende geotropische Krümmung von Stengeltheilen[5]) an sich kein Beweis, dass eine Variation der osmotisch wirksamen Inhaltsstoffe die bezügliche neue Wasservertheilung veranlasst.

Innere Ursachen. Durch welche besonderen Vorgänge die osmotische Leistung bei geotropischer und heliotropischer Wirkung verändert wird, ist noch nicht ermittelt. In den Bewegungsgelenken von Phaseolus u. a. muss es sich übrigens, wie in den durch Stoss ausgelösten Reizbewegungen von Mimosa pudica u. s. w., um wieder rückgängig zu machende Veränderungen handeln, da bei wiederholter geotropischer Bewegung deren Biegungsfestigkeit unverändert bleibt. Falls die Ursache in Variation der osmotischen Leistung gelöster Stoffe liegt, dürfte es sich um reparirbare Dissociationsvorgänge handeln. Ob hierbei die Salze organischer Säuren oder andere Verbindungen in Betracht kommen, ist noch völlig unbekannt, doch kann es sich nicht wohl, wie de Vries[6]) auch für Heliotropismus und Geotropismus annimmt, um eine Neubildung von organischen Säuren als Ursache handeln, da bei deren Anhäufung eine stabile Erhöhung des Turgors zu erwarten wäre. Diese Ansicht hat freilich de Vries zunächst nur für Wachsthumsvorgänge ausgesprochen, die indess bis zu gewissem Grade nach den Beobachtungen an nicht wachsenden Gelenken beurtheilt werden dürfen, ohne dass das Eingreifen besonderer Factoren deshalb ausgeschlossen ist.

Bert's Annahme, dass in Folge der Zerstörung von Glycose der Turgor der beleuchte-

---

1) L. c., p. 8.

2) Ueber den Einfluss von Wasserzufuhr auf die Beförderung der Reizbewegungen von [R]anken vgl. II, p. 220.

3) Ueber die Wasservertheilung in der Pflanze, 1879, Separatabz. aus Festschrift d. [Na]turf. Gesellschaft zu Halle u. Bot. Ztg. 1877, p. 596.

4) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, p. 65.

5) Sachs, Flora 1873 p. 329.

6) Sur l. causes d. mouvements auxotoniques 1880, p. 9, Separatabz. aus Archives Néer[la]ndaises, Bd. 15; Bot. Ztg. 1879, p. 830 u. 851; vgl. Bd. II, p. 242.

gen Wiesner's deuten allerdings darauf hin, dass in dem positiven Heliotro
webecomplexen die elastischen Eigenschaften der Zellhaut (wie es schei
Veränderungen der Dicke, sondern der Qualität) die nächste Ursache der Bev
doch darf man hiernach nicht ohne weiteres alle heliotropischen, noch wen
pischen Bewegungen beurtheilen, denn in anderen Fällen mag der Protoplas
auf andere Weise als durch Qualitätsänderung der Haut die Bewegung ve
aufgestellten Hypothesen zielen zunächst dahin, aus der unmittelbaren Wir
oder der Schwerkraft auf Zellhaut oder Protoplasma die Ursachen der be
tropischen und geotropischen Vorgänge zu erklären, sind also in dieser Hin
da verfehlt, wo die bewegungsthätige Zone räumlich getrennt von dem
liegt. Uebrigens muss es uns hier genügen, in Kürze auf die noch nicht er
thesen hinzuweisen, welche eine causale Erklärung der im Heliotropismus
mus thätigen Wachsthumsvorgänge erstrebten.

Geotropismus. Nachdem früher (II, p. 320) die Unhaltbarkeit von Kni
die Wurzel senke sich, dem Zuge der Schwere folgend, wie eine plastisc
gethan wurde, ist nunmehr die von diesem Forscher für den negativen Ge
gestellte Hypothese zu erwähnen, welche im Wesentlichen auf der Vorau
der Nahrungssaft senke sich vermöge seiner Schwere abwärts, und so werd
gelegten Stengeln ein bevorzugtes Wachsen der erdwärts gewandten Seite
in ähnlicher Form schon von Astruc[2] vertretene Annahme hat Hofmeiste
durchaus hypothetischer Form dahin erweitert, dass Nährmaterial sich je
zifischen Gewicht aufwärts oder abwärts bewege, und so entweder eine
nährung der Oberseite oder Unterseite bewirke. Auch Dutrochet[4] versuc
ven und negativen Geotropismus aus endosmotischen Wirkungen, Spannu
gen, anatomischem Bau und der von der Schwere abhängigen Vertheilung
saftes, resp. aus verschiedenen Combinationen dieser Factoren zu erk
Erklärungsversuchen schliessen sich im Wesentlichen auch die auf Beo
Niederschlagsmembranen basirten Theorien von Traube[5] und Cisielski[6] an
insbesondere der durch das specifische Gewicht erzielte Zug und andrers
begünstigte Ernährung bewirkte Verdickung, resp. die aus dieser sich erg
standsfähigkeit der Membran, die Factoren sind, aus welchen sowohl negati
Geotropismus sich erklären lassen sollen. Auch mag die einst von Sachs[7] a
von diesem aber wohl jetzt verlassene Hypothese erwähnt sein, welche davo
auf der Unterseite eines horizontal gelegten Stengels, resp. einer Zelle, ähnli

hohlen Rohre, ein dem Durchmesser des Organes entsprechender Mehrdruck einer Flüssigkeitssäule laste, und hierdurch ein verstärktes Wachsen der Unterseite negativ geotropischer Organe bewirkt werde.

Eine kritische Beleuchtung der erwähnten Hypothesen kann hier um so mehr unterbleiben, als die richtige Erwägung der festgestellten Thatsachen lehrt, dass keine jener Hypothesen zur Erklärung des Geotropismus ausreicht. Die auf directe Action der Schwerkraft in den bewegungsthätigen Zellen gebauten Annahmen fallen für den positiven Geotropismus mit der Erkenntniss, dass die Wurzelspitze der einzige sensible Theil ist (II, § 67). Ist auch eine solche räumliche Trennung des Ortes der Sensibilität und Action für negativ geotropische Organe nicht bekannt, so wird man doch letztere nicht auf so einfache mechanische Wirkungen der Schwerkraft schieben dürfen, und ohnehin zeigt die Turgoränderung in den antagonistischen Geweben, dass es sich um auslösende Wirkungen besonderer Art dreht.

Heliotropismus. Die auf die Spitze von Cotyledonen und hypocotylem Glied beschränkte heliotropische Empfindlichkeit (II, § 67) kennzeichnet sogleich de Candolle's[1]) Hypothese als nicht zutreffend, nach welcher die Schattenseite aus denselben Gründen schneller wächst, welche Etiolement herbeiführen. Uebrigens ist diese Hypothese auch anderer Umstände halber nicht zutreffend, da u. a. nicht etiolirende Pflanzentheile positiv heliotropisch sind, und negativ heliotropische Pflanzentheile gleichfalls im Dunkeln schneller wachsen. Auf Ermittlung der nächsten Wirkung des Lichtes zielt die Hypothese von Vines[2]), nach der die durch Beleuchtung erzielte verminderte Beweglichkeit des Protoplasmas die Ursache positiv heliotropischer Bewegungen wird. Aehnlich ist auch die Anschauung Godlewski's[3]), der für andere Fälle indess auch durch Beleuchtung verminderte Dehnbarkeit der Zellwand annimmt, eine Ansicht, die ferner von Wiesner vertreten wird. Mögen immerhin solche Vorgänge irgendwie als Mittel in der Ausführung heliotropischer Bewegung betheiligt sein, so können jene doch nicht die unmittelbaren Erfolge der Lichtwirkung vorstellen, wenn die heliotropische Bewegung eintritt, während allein die Spitze eines Pflanzentheils einseitig beleuchtet, der sich bewegende Theil aber verdunkelt wird. In diesem Falle können die Ursache des Heliotropismus auch nicht solche Bewegungen des Protoplasmas werden, die direct in dem sich krümmenden Organ durch Licht erzeugt werden[4]). Zur Ergänzung des hier Gesagten wolle man das im folgenden Paragraph über die Auslösung heliotropischer und geotropischer Bewegungen Mitgetheilte vergleichen.

Der Auslösungsvorgang.

§ 67. Ist auch einiger Einblick in die zur Ausführung heliotropischer oder geotropischer Bewegungen dienenden mechanischen Mittel gewonnen, so wissen wir doch nicht, welche Actionen zunächst ein einseitiger Angriff von Licht oder Schwerkraft in den empfindlichen Organen hervorruft, und in welcher Weise diese, vielleicht durch Vermittlung einer ganzen Kette von Prozessen, jene die Bewegungen erzeugenden mechanischen Thätigkeiten veranlassen. Von hoher Bedeutung ist aber in jedem Fall der von Darwin gelieferte Nachweis, dass in manchen Pflanzen nicht die Bewegungszone selbst sensibel ist, sondern an einem sich nicht bewegenden Theil des bezüglichen Organes Licht oder Schwerkraft auslösend wirken. In diesem Falle bedarf es eines übermittelten Impulses, um die zur Bewegung führenden Actionen hervorzurufen, welche in ähnlichem indirecten Verhältniss zu den auslösenden Agentien auch wohl da stehen dürften, wo die Bewegungszone selbst sensibel ist. Auch in diesem Falle müssen

1) Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1083.

2) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 145. 3) Bot. Ztg. 1879, p. 113.

4) Ueber vom Licht abhängige Protoplasmabewegungen vgl. II, § 78 u. 82.

nicht nothwendig dieselben Theile gleichzeitig sensibel und für die Be[illegible] mechanisch thätig sein, da selbst die einzelne Zelle ein aus ungleichw[illegible] Gliedern zusammengesetzter Organismus ist.

Räumliche Trennung von Sensibilitäts- und Bewegungszone fand D[illegible] für den Geotropismus der Wurzeln, deren Spitze allein gegen Schwerkr[illegible] sprechend reagirt. Eine solche räumliche Trennung ist für andere geot[illegible] reagirende Organe bis dahin nicht bekannt, denn Geotropismus ist [illegible] Stücken aus Stengeln und Blattstielen zu bemerken, ebenso in den [illegible]gelenken von Phaseolus nach Entfernung der Lamina.

Die heliotropische Sensibilität ist nach Darwin beschränkt auf die [illegible] der Blätter der Keimpflanzen von Phalaris canariensis und Avena s[illegible] ferner ist nur die obere Hälfte des sich seiner ganzen Länge nach krümm[illegible] hypocotylen Gliedes von Brassica oleracea[1], wahrscheinlich auch von Be[illegible]garis empfindlich, und bei negativ heliotropischer Wurzel von Sinapis [illegible] scheint die Sensibilität in der Spitze zu ruhen. Solche Localisirung ist vi[illegible] an den zum Hervortreten aus dem Boden bestimmten Theilen von Keimp[illegible] verbreiteter, doch ist an etwas ältern Pflanzen sicher oft, möglicherwe[illegible] Regel nach, die Bewegungszone selbst sensibel. So traten in Versuche[illegible]win's[2] an dem Stengel junger (1.4—2.7 Zoll hoher) Pflanzen von As[illegible] officinalis heliotropische Bewegungen nach Verdunklung der Spitze ein [illegible] Blattstiele von Tropaeolum majus und Ranunculus ficaria krümmten sic[illegible] dann gegen das Licht, wenn die Lamina der Beleuchtung entzogen ward. [illegible] ist an Stengelstücken vieler Pflanzen leicht Heliotropismus zu constatiren.

Räumliche Trennung, resp. Zusammenfallen von Sensibilitäts- u[illegible]wegungszone findet sich übrigens auch in andern Reizbewegungen. W[illegible] u. a. ein Contact in der Bewegungszone von Mimosa pudica als Reiz wir[illegible] nur das nicht bewegungsfähige Köpfchen der Drüsenhaare am Blatte vo[illegible] [illegible] gegen Berührung empfindlich, [illegible] Reiz auf Wurzelspitzen so [illegible] [illegible] Bewegung [illegible], währe[illegible] Wurzel [illegible] Bewe[illegible] [illegible] der Reiz sich etwas [illegible] [illegible] [illegible] auch heliotropisch[illegible] [illegible] [illegible] Bewegungszone selbst sensibel ist.

[illegible]

[illegible]

stellten Pflanzen immer mit Sicherheit eintrat. Die Verletzung der Spitze hemmt nicht das Fortwachsen der übrigen Theile und raubt nicht die Befähigung zu geotropischer Bewegung. Denn diese trat mehr oder weniger ausgedehnt ein, wenn die Spitze erst entfernt wurde, nachdem die Wurzel 1 bis 1 1/2 Stunden in horizontaler Lage zugebracht hatte, in welcher Zeit zwar noch keine Krümmung eingetreten, dagegen ein auslösender Impuls von der Wurzelspitze aus in die Bewegungszone seinen Weg gefunden hatte. Mit der Regeneration der Wurzelspitze, die zuweilen in 3 Tagen vollendet war, kehrte gleichfalls die geotropische Reactionsfähigkeit zurück.

Diese Erfahrungen Darwin's bestätigen vollkommen Cisielski's[1]) Beobachtungen. Die geotropischen Krümmungen, welche Sachs[2]) nach Entfernung der Spitze fand, mögen vielleicht in der Entfernung eines nicht genügend langen Stückes oder in der Regeneration der Wurzelspitze ihre Erklärung finden.

Um Licht von der Spitze der zunächst über den Boden tretenden Blätter von Phalaris canariensis abzuhalten (es möge erlaubt sein, sie Cotyledonen zu nennen), führte Darwin (l. c.) jene in geschwärzte Glasröhrchen oder umwickelte dieselben mit geschwärztem Staniol. War auf diese Weise eine 0,15 bis 0,2 Zoll lange Strecke an den höchstens 0,75 Zoll über den Boden ragenden Sämlingen verdunkelt, so unterblieb heliotropische Krümmung. Diese trat aber an dem nicht bedeckten Theil der Cotyledonen ein, wenn die Glashütchen nicht oder wenigstens nicht an einem Licht durchlassenden Spalt geschwärzt waren, woraus zugleich hervorgeht, dass die mechanisch gehemmte Bewegung des oberen Theils der Cotyledonen kein Hinderniss für die geotropische Beugung der tiefer gelegenen freien Theile war. Versuche, in denen nur die Spitze der Cotyledonen aus schwarzem Sand hervorsah, lehrten, dass der auf die Spitze ausgeübte heliotropische Reiz sich auf die verdunkelten Theile fortpflanzt.

Bei Umwicklung der oberen Hälfte des hypocotylen Gliedes mit geschwärztem Goldschlägerhäutchen unterblieb gleichfalls nach Darwin (l. c.) die heliotropische Krümmung der unteren Hälfte, die bei Anwendung nicht geschwärzten Goldschlägerhäutchens eintrat. Wurde in letzterer Weise nur die untere Hälfte des hypocotylen Gliedes umwickelt, so bog sich dieses mit seiner ganzen Länge nach dem Lichte hin, dagegen blieb die untere Hälfte gerade, als das Goldschlägerhäutchen geschwärzt war. Hiernach geht also von der oberen Hälfte des hypocotylen Gliedes ein für die heliotropische Krümmung der unteren Hälfte nothwendiger Impuls aus, der indess in letzterer nur dann ansehnliche Bewegung veranlasst, wenn die untere Hälfte zugleich einseitig beleuchtet wird. Auch in den Cotyledonen von Phalaris scheint ein derartiges Verhältniss zu bestehen, das also bei bevorzugter Sensibilität des Spitzentheils zugleich eine gewisse heliotropische Empfindlichkeit der übrigen bewegungsfähigen Partien anzeigen würde. Die geotropische Empfindlichkeit ist aber nicht localisirt, da Wegschneiden der Spitze die geotropische Bewegung der Cotyledonen von Phalaris arundinacea nicht hindert[3]).

Durch heliotropische oder geotropische Bewegung wird die bezügliche Sensibilität orthotroper Organe nur dann angezeigt, wenn Licht und Schwerkraft die Flanken der sensiblen Theile nicht gleichmässig afficiren. Eine Gleichgewichtslage aber wird sowohl bei einer zur Richtung von Licht und Schwerkraft parallelen, als auch bei hierzu senkrechter Stellung erreicht, vorausgesetzt, dass in letzterem Falle die antagonistischen Flanken gleich stark von Licht und Schwerkraft beeinflusst werden. Von einer Differenz der Licht- und Schwerkraftwirkung hängt also in jedem Falle die auslösende Wirkung in den sensiblen Organen ab, die weiterhin in der Ebene der Angriffsrichtung eine helio-

1) Cohn's Beiträge zur Biologie 1872, Bd. 1, Heft 2, p. 21. Ob Hartig (Bot. Ztg. 1866, p. 53) schon die gleiche Beobachtung machte, lässt sich nicht sagen, da er nicht mittheilt, eine wie grosse Strecke weggeschnitten war, als die Beugung unterblieb.

2) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 432. Ueber die nach dem Abschneiden der Spitze eventuell eintretenden Nutationen vgl. II, p. 198. Ueber den Nutzen der Empfindlichkeit der Spitze vgl. II, § 72.

3) Darwin, l. c., p. 438.

tropische, resp. geotropische Krümmungsbewegung veranlasst, welche nach Maassgabe der spezifischen Empfindlichkeit im positiven oder negativen Sinne gegen das Licht, resp. gegen das Attractionscentrum der Erde gewandt ist. Bei mehrseitigem Angriff wird dabei die Bewegungsrichtung im Allgemeinen durch die aus den Angriffslinien des auslösenden Agens sich ergebende Resultante bestimmt. Eine zwischen zwei Lichtquellen gestellte positiv heliotropische Pflanze krümmt sich demgemäss dem stärkeren Lichte zu und eine resultirende Bewegung ergibt sich auch dann, wenn die Aufstellung so geschieht, dass die Verbindungslinien der Pflanze und der zwei Flammen ein Dreieck bildet. So erklärt sich, dass die Cotyledonen von Phalaris canariensis sich in einer schiefwinklig auf dem Fenster stehenden Ebene krümmten, als eine entsprechende Längshälfte jener durch Bemalen mit Tusche verdunkelt war[1].

Da nur unter den besagten Bedingungen heliotropische, resp. geotropische Auslösung eintritt und mit diesem Reiz ein bisher nicht vorhandener Factor erst geschaffen wird, so können die erzielten Erfolge nicht nach den Wirkungen bemessen werden, welche bei unveränderter Gleichgewichtslage der Organe durch Licht und Schwerkraft erzielt werden. So hat verstärkte Centrifugalkraft keinen Einfluss auf die Wachsthumsschnelligkeit der parallel dem Rotationsradius gerichteten orthotropen Pflanzentheile, die auch mit derselben Schnelligkeit fortwachsen, wenn sie in horizontaler Lage langsam, aber gleichmässig um ihre Achse gedreht werden, während also die Schwerkraft senkrecht gegen die Längsachse gerichtet ist (vgl. II, § 71). Ferner wird durch den Reiz eines einseitigen Lichtangriffs im positiven Heliotropismus eine Verlangsamung, im negativen Heliotropismus eine Beschleunigung der Zuwachsbewegung auf der Lichtseite erzielt, während letztere in gleicher Weise in negativ und positiv heliotropischen Organen durch allseitige Beleuchtung beeinflusst wird.

In analogem Sinne wie bei Heliotropismus und Geotropismus ist die Angriffsrichtung für die Bewegungsrichtung entscheidend bei allseitig empfindlichen Ranken, die sich concav nach dem berührenden Körper hin krümmen, und bei Wurzeln, die bei einseitiger Berührung der Spitze sich von dem Contactkörper hinweg bewegen, und zwar nach dem geringsten Drucke hin, wenn gleichzeitig auf zwei opponirten Stellen durch anliegende feste Körper ein Reiz ausgeübt wird (II, § 53). Ferner wirkt auf die Wurzelspitze auch hygrometrische Differenz der umgebenden Luft derart, dass eine nach der feuchten Atmosphäre hinzielende Krümmungsbewegung entsteht (II, § 72). Ein Beispiel, dass der auf andere Theile übermittelte Impuls zugleich für deren Bewegungsrichtung entscheidend wird, bieten auch die Drüsenhaare am Blatte von Drosera, welche sich nach denjenigen Haaren hin krümmen, von welchen aus sich der Reiz in dem Blatte verbreitete (II, § 53).

Im Näheren sind die zur Auslösung führenden und mit dieser verknüpften Modalitäten noch nicht aufgehellt, und u. a. sind auch die Zellen, resp. die Theile der Zelle noch nicht bestimmt, welche zunächst afficirt werden. Voraussichtlich wird die Sensibilität im Innern des lebendigen Protoplasmaorganismus zu suchen sein, und wenn das in diesen eindringende Licht vielleicht direct wirkt, dürfte der empfindsame Theil da, wo ein Contact die auslösende Ursache

1) Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 398.

ist, durch Uebermittlung eines Druckes etwa in analoger Weise gereizt werden, wie ein Nerv durch Berührung der Fingerspitze eines Menschen. Möglich wäre es immerhin, dass auch die Schwerkraft auslösend wirkt, indem sie einen Druckunterschied in der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten Pflanzentheils herstellt[1]). Gegen eine solche, freilich durchaus problematische Annahme kann wenigstens die Geringfügigkeit des etwa einer Wassersäule von der Höhe eines Wurzelquerschnittes entsprechenden Druckes nicht als Argument angeführt werden, da schon sehr leichte Körper an den entsprechend sensitiven Organen wirksame Contactreize auszuüben vermögen, die natürlich nicht, auch wenn obige Hypothese richtig sein sollte, als Maassstab für geotropische Sensibilität dienen können.

Wie oben hervorgehoben, kommt es jedenfalls auf ungleiche Beeinflussung opponirter Flanken an, um heliotropische, resp. geotropische Bewegungen zu veranlassen, deren Richtung naturgemäss von Licht-, resp. Schwerkraftrichtung abhängt. Demgemäss können wir mit gleichem Rechte die Lichtrichtung oder die differente Lichtwirkung (den Lichtunterschied) auf die opponirten Seiten der sensitiven Theile als auslösende Ursache bezeichnen, und von einem Lichtunterschied als Ursache dürften wir auch dann noch sprechen, wenn sich herausstellen sollte, dass die Pflanze nicht jede beliebige Helligkeit zu unterscheiden vermag, sondern zur heliotropischen Auslösung nur Strahlen befähigt sind, deren Schwingungsebene unter bestimmtem Winkel die sensitiven Theile trifft oder durchwandert. Eine bestimmte Entscheidung in dieser die Bedingungen für heliotropische Auslösung näher präcisirenden Frage erlauben die bisherigen Erfahrungen nicht; nach teleologischen Gesichtspunkten beurtheilt dürfte es aber, wie auch Darwin[2]) annimmt, für die Pflanzen vortheilhafter sein, wenn ein beliebiger Helligkeitsunterschied in der sensitiven Zone als ein zu heliotropischer Krümmung führender Reiz wirkt. Sollte es vielleicht einmal gelingen, Wanderungen des Protoplasmakörpers oder von Theilen dieses als vom Licht abhängige Vorgänge zu erkennen, aus denen sich die heliotropischen Krümmungen als weitere Folgen ableiten lassen[3]), so könnte eine solche bedeutsame Errungenschaft allenfalls gestatten, lichtfliehende oder lichtwärts wandernde Protoplasmakörper als Ursache des Heliotropismus zu bezeichnen; die obigen Fragen

---

1) Vgl. II, p. 326, u. Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 146. — Welche Bedeutung für den auslösenden Vorgang (auch bei Heliotropismus) die Dicke der sensitiven Pflanzentheile hat, lässt sich a priori nicht sagen und aus bisherigen Erfahrungen nicht entnehmen. In den thatsächlich erzielten Bewegungen spielt natürlich die Beeinflussung der mechanischen Ausführung durch die Dicke der Bewegungszone eine Rolle.

2) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 398. Die von Darwin angeführten Versuche sind freilich für diese Frage nicht entscheidend. Auch Wiesner's Argumente (Bot. Ztg. 1880, p. 456) sind mit beiden im Text angeführten Möglichkeiten verträglich. Sachs (vgl. H. Müller, Flora 1876, p. 92; Sachs, Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. 2, p. 487) hat das Verdienst, darauf aufmerksam gemacht zu haben, dass vielleicht der Bewegungsrichtung des Lichtes ein entscheidender Antheil zufalle. Die bezüglichen Fragen sind übrigens von Sachs nicht so weitgehend zergliedert, wie oben geschah (vgl. auch Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 213).

3) So scheint sich Sachs (Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. 2, p. 487) die zum Heliotropismus führende Wirkung des Lichtes zu denken. — Ueber die Abhängigkeit der Bewegungen des Protoplasmakörpers vom Licht vgl. II, § 78 u. 82.

aber sind damit nicht schlechthin entschieden. Denn solche Wanderungen, wie sie frei lebende und auch in Zellhaut eingeschlossene Protoplasmaorganismen thatsächlich ausführen, sind sicher selbst nur Folgen der auslösenden Action des Lichtes und kennzeichnen nicht die ersten, durch einseitige Beleuchtung in den sensitiven Organen erzielten Veränderungen.

Reactionszeit und Reactionsbedingungen.

§ 68. Eine entsprechende Sensibilität ist zwar die erste und unerlässliche Bedingung für Entstehung geotropischer oder heliotropischer Bewegungen, deren Verlauf indess auch von der Bewegungsfähigkeit der ausführenden Theile abhängt, und mit dem Erlöschen dieser Bewegungsfähigkeit wird natürlich keine Krümmung bemerklich werden, selbst wenn Licht und Schwerkraft auslösende Wirkungen erzielen, die anderenfalls eine heliotropische oder geotropische Bewegung zur Folge haben würden. Muss das Bestreben dahin gerichtet sein, die für diese Bewegungen bedeutungsvollen Factoren einzeln zu bestimmen, so lässt sich doch zur Zeit nur unbestimmt oder gar nicht abschätzen, in wie weit ungleiche Bewegungsschnelligkeit von specifisch differenter Sensibilität oder Actionsfähigkeit abhängt, die übrigens beide mit den Entwicklungsstadien und mit äusseren Verhältnissen variabel sind. Es ist dieses für alle Fälle zu beachten, in denen nach der erzielten Bewegung die geotropischen, resp. heliotropischen Eigenschaften bemessen werden. Die unter gleichen Bedingungen in der Zeiteinheit sich ergebende Krümmungsgrösse, der specifische Geotropismus, resp. Heliotropismus [1], stellt also gleichfalls nur das aus dem Zusammenwirken der verschiedenen Factoren sich ergebende Resultat vor.

Ehe auf einen durch einseitigen Angriff von Licht oder Schwerkraft erzielten Reiz eine wirkliche heliotropische oder geotropische Bewegung erfolgt, verstreicht eine kürzere oder längere Zeit (II, p. 313), die Zeit der »latenten Reizung«. Weiterhin schreiten dann die inducirten Bewegungen nach Aufhören des Reizes noch einige Zeit fort und merkliche Krümmungen können an genügend empfindlichen Objecten eintreten, wenn vor Beginn der Bewegung die auslösende Einwirkung von Licht oder Schwerkraft sistirt wird. Es handelt sich hier um Nachwirkungen, die in Folge der inducirten Zustände nicht nur in diesen, sondern überhaupt in den mannigfachsten Fällen bemerklich werden (vgl. II, p. 119).

Geotropische Nachwirkung wurde von Sachs [2] an Sprossen verfolgt, die bis zu der bemerklich werdender Krümmung in horizontaler Lage gehalten und dann aufrecht gestellt oder auch um 90 Grad um die eigene Achse gedreht wurden. Es wurde dann eine in den nächsten 1—3 Stunden fortdauernde Krümmungsbewegung beobachtet. An Wurzeln scheint die geotropische Nachwirkung im Allgemeinen nur gering zu sein, da Sachs [3] eine solche nicht beobachtete, während Frank [4] und Cisielski [5] von Nachwirkung sprechen. Eine lehrreiche Nachwirkung besonderer Art ist auch das II, p. 329 mitgetheilte Verhalten, das

1) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 239.
2) Flora 1873, p. 325.
3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 472.
4) Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 32.
5) Cohn's Beiträge z. Biologie 1872, Bd. 1, Heft 2, p. 16 u. 21.

nach Abschneiden der allein sensiblen Spitze dennoch eine gewisse Krümmung erfolgt, wenn die Wurzel vor dem Decapitiren einige Zeit in horizontaler Lage gehalten worden war.

Heliotropische Nachwirkungsbewegung wurde von H. Müller[1]) an positiv heliotropischen Organen beobachtet, in diesen, auch in dem einzelligen Pilobolus, fernerhin von Wiesner[2]) verfolgt, der ein analoges Verhalten ferner für negativ heliotropische Objecte fand, übrigens an nur wenig heliotropisch empfindlichen Pflanzentheilen eine merkliche Nachwirkungsbewegung vermisste. Beispielsweise sei erwähnt, dass Wiesner in einem Versuche das etwa 2 cm lange epicotyle Glied von Phaseolus multiflorus während einer Stunde mit einer Gasflamme beleuchtete, und als darauf die noch gerade Pflanze ins Dunkle gebracht war, nach 2 Stunden eine erhebliche heliotropische Krümmung ausgebildet fand. Kürzere Zeit dauert nach Darwin[3]) die heliotropische Nachwirkung in den Cotyledonen von Phalaris canariensis, die, nachdem sie 1 Stunde 57 Min. einem Nordostfenster ausgesetzt gewesen waren, im Dunkeln etwa 27 Minuten lang fortfuhren, sich in der bisherigen Richtung zu krümmen. Uebrigens wirkte hier der negative Geotropismus entgegen, welcher eine Aufrichtung der gekrümmten Cotyledonen erstrebte. Wie nicht wohl anders zu erwarten, fand Wiesner, dass diese heliotropische Induction nur unter denselben äusseren Bedingungen zu Stande kommt, welche die Entstehung einer heliotropischen Bewegung gestatten.

Vermöge der Nachwirkung können in kürzeren Intervallen aufeinanderfolgende Lichtwirkungen noch Heliotropismus erzeugen, wenn auch die Dauer der einzelnen Lichtwirkung zu kurz ist, um eine merkliche Bewegung im Gefolge zu haben. In seinen Versuchen operirte u. a. Wiesner[4]) mit Kressekeimlingen, die abwechselnd 1 Secunde lang durch eine Gasflamme einseitig beleuchtet und 2 Secunden lang verdunkelt wurden. Nachdem dieses während 25 Minuten fortgesetzt worden war, krümmten sich die nun dunkel gehaltenen Keimlinge anscheinend ebenso stark als solche, die zuvor während 25 Minuten von der gleichen Gasflamme continuirlich beleuchtet gewesen waren. Offenbar kann durch einseitige Beleuchtung bestimmter Intensität der Heliotropismus höchstens mit einer gewissen Schnelligkeit inducirt werden, die auch noch in der angewandten intermittirenden Beleuchtung erreicht wurde.

Eine gewisse Schwelle muss aber die Intensität des auslösenden Agens überschreiten, um eine wahrnehmbare heliotropische oder geotropische Wirkung zu erzielen. Zur Erzeugung heliotropischer Krümmung bedarf es freilich für manche sensitive Pflanzen einer sehr schwachen einseitigen Beleuchtung, die ein Lesen grösserer Schrift längst nicht mehr gestattet[5]) Andere Pflanzen krümmen sich aber erst in stärkerer Beleuchtung, und früher (II, p. 302) sind Objecte genannt, deren negativer Heliotropismus nur in intensivem, einseitig auffallendem Licht zu Stande kommt. Unter Benutzung der Centrifugalkraft kann auch gezeigt werden, dass geotropische Bewegung nur bei gewisser Intensität jener erzielt wird, und u. a. reicht zur Erzeugung von Krümmung nicht die geringe Centrifugalkraft aus, welche bei langsamer Rotation der horizontalen Achse des Klinostaten erhalten wird (vgl. II, § 63).

Werden Licht-, resp. Centrifugalwirkung gesteigert[6]), so nimmt zunächst die heliotropische, resp. geotropische Krümmung zu, doch besteht in dieser Hin-

1) Flora 1876, p. 89.

2) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 61, u. 1880, II, p. 87.

3) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 395.

4) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 25; Beobachtungen über Pilze, ebenda p. 87.

5) Vgl. u. a. Darwin, l. c., p. 388.

6) Ueber Umwendung heliotropischer Bewegungen mit gesteigerter Intensität des auslösenden Agens vgl. II, p. 303.

sicht sicher kein einfaches Verhältniss und hinsichtlich des Heliotropismu
wohl allgemein bei einer specifisch verschiedenen Intensität des einsei
fallenden Lichtes die ansehnlichste krümmende Wirkung erreicht werd
einer allzu gesteigerten Helligkeit endlich, wie das Wachsthum, der H
pismus ausbleiben. Freilich ist der Erfolg nicht allein das Resultat h
pischer Wirkung, da, ganz abgesehen von dorsiventralen Gebilden, mit
mender Beleuchtung auch andere für Bewegung und Bewegungsf
bedeutungsvolle Verhältnisse modificirt werden (vgl. II, § 62). Auch be
oben erwähnte Beziehung einer Erweiterung für die Pflanzentheile, dere
tropische Gleichgewichtslage mit steigendem Licht sich ändert (II, p. 303).
sei hier nochmals bemerkt, dass die Bewegungsgrösse nicht allein von de
auslösenden Wirkung des Lichts in den sensiblen Theilen abhängt, u
auch wohl diese Auslösung sicher nicht in geradem Verhältniss zum Licht

Eine Steigerung der geotropischen Wirkung ist aus den Centrifugalversu
Sachs[1]) und Elfving[2]) zu entnehmen, indem der erstere mit gesteigerter Centrif
eine Verkleinerung des Grenzwinkels der Seitenwurzeln fand, während in den V
Elfving's der Winkel sich verkleinerte, welchen Hauptwurzeln unter den gegebenen
bedingungen (in feuchter Luft) mit der Vertikalen bildeten. Freilich könnte hie
mit der Centrifugalwirkung gesteigerte mechanische Zug eine Rolle mitgespielt ha
einem negativen Geotropismus natürlich entgegenwirkt. Letzterer wurde demgemä
Centrifugalwirkung sicher gesteigert, wenn, wie Dr. Schwarz fand, bei einer die Bes
gung der Schwere ansehnlich übertreffenden Centrifugalkraft schon die jungen Fru
von Mucor mucedo, die sonst senkrecht gegen das Substrat gerichtet sind, einen
mit den dem Rotationsradius parallelen Culturflächen bildeten. Bei Anwendung
licher Centrifugalkraft (31 g) beobachtete ferner Dr. Schwarz[3]), dass unter dem
des mit dem Gewicht vermehrten statischen Momentes die senkrecht gegen den Ro
radius aufgestellten Keimpflanzen von Lupinus luteus an dem unteren Theil des hyp
Gliedes, dem mechanischen Zuge folgend, sich nach Aussen bogen und eine S-Form
men, weil in dem oberen Theil des hypocotylen Gliedes, an dem ja ein geringeres st
Moment wirkt, die negativ geotropische, also nach dem Rotationscentrum hin
Krümmung überwog. Nach diesen Versuchen steigt jedenfalls die geotropische W
langsamer als die Centrifugalkraft, da das der letzteren proportional zunehmende s
Moment bei höherer Centrifugalwirkung das geotropische Krümmungsbestreben z
winden vermochte. Letzteres nimmt übrigens mit der Centrifugalkraft merklich zu
Lupinen, die in gewöhnlicher Weise horizontal gestellt waren, schon ein geringere
angehängte Gewichte erzeugtes statisches Moment ausreichte, um den negativen H
pismus in dem unteren Theil des hypocotylen Gliedes zu überwinden.

Ueber die Abhängigkeit der heliotropischen Bewegung von der Lichtint
hat Wiesner[4]) ausgedehntere Versuche angestellt. Nach der erzielten Krümmung
berechnen sich aus dem Abstand der Objecte von der Gasflamme folgende Lichtinte
werthe, wenn die Lichtstärke in der Entfernung 1m = 1 gesetzt wird. (Tab. s. folg

Für die empfindlichen Objecte war die untere Grenze in der geringsten angew
Lichtstärke noch nicht erreicht. Das Längenwachsthum der Pflanzen erlosch in
Pflanzenarten erst bei höherer, bei andern schon bei geringerer Lichtintensität
Heliotropismus, jedenfalls muss aber die durch allseitige Beleuchtung in inte
Licht erzielte Verlangsamung, resp. Sistirung des Wachsthums ein für die Erh
heliotropischen Auslösung mitbestimmender Factor sein. Uebrigens steigt offenbar

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 607.
2) Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen 1880,
Separatabz. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.
3) Mittlerweile veröffentlicht in Unters. d. bot. Instituts zu Tübingen 1881, Heft 1
4) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 40.

	Obere Grenze	Optimum	Untere Grenze jedenfalls unter
Vicia sativa. Epicotyles Glied	204	0,44	0,008
Lepidium sativum. Hypocotyles Glied	816	0,25—0,11	0,008
Pisum sativum. Epicotyles Glied	210	0,11	0,008
Vicia faba. Epicotyles Glied	123	0,16	0,012
Phaseolus multiflorus. Epicotyles Glied	123	0,11	0,008
Helianthus annuus. Hypocotyles Glied	330	0,16	0,027
Salix alba. Etiolirte Triebe	über 400	6,25	1,560

für heliotropische Erfolge von dem Minimum ab zunächst steiler, als weiterbin mit der Annäherung an das Optimum[1]).

Unter negativ heliotropischen Organen fand Wiesner (l. c., p. 43) die untere Grenze der Lichtstärke für das hypocotyle Glied der Mistel = 22, für die Keimwurzel von Sinapis alba etwas kleiner als 1[2]). In den angewandten Lichtintensitäten wurden für die genannten Pflanzen Optimum und obere Grenze nicht gefunden, doch ist wohl nicht zu zweifeln, dass diese mit genügender Steigerung der Beleuchtung erzielt wären. — Die anderweitige Literatur über unsern Gegenstand ist bei Wiesner angegeben, auch hat dieser einige Versuche mit Sonnenlicht ausgeführt, aus denen hervorgeht, dass für dieses analoge Verhältnisse wie für Gaslicht gelten.

Die geotropische Wirkung (analoges gilt für Heliotropismus) ändert sich türlich mit dem Winkel, unter welchem der Pflanzentheil gegen die Verticale neigt ist. Nach den Beobachtungen von Sachs[3]) würde bei Horizontalstellung thotroper Organe die intensivste geotropische Action erreicht sein, die nach fving[4]) hingegen an den mit der Spitze aufwärts gerichteten Wurzeln einzten soll, auf die allerdings wohl bei genau verticaler Stellung die Schweraft keine geotropische Wirkung ausüben mag, welche jedoch mit jeder Neing eintritt, die schon der autonomen Nutationen halber nicht ausbleibt[5]). isst sich bei unserer Unbekanntschaft mit den Ursachen der Sensibilität nicht ne weiteres behaupten, dass die auslösende Wirkung der Schwerkraft (ebenso s Lichtes) durch die gegen orthotrope Organe rechtwinklige Componente messen wird, so sind doch die von Elfving angeführten Argumente für dessen nahme nicht entscheidend. Denn die mit Verstärkung der Centrifugalkraft reichte Verkleinerung des Neigungswinkels an Wurzeln, die unter den gebenen Culturbedingungen mit der Verticalen einen Winkel bilden, lehrt zuchst nur, dass mit der Intensität des auslösenden Agens die geotropische irkung zunimmt. In radiär gebauten Rhizomen, die bei horizontaler Stellung re geotropische Gleichgewichtslage finden (II, p. 298), kann übrigens die maxiale auslösende Wirkung bei einer Ablenkung von höchstens 90 Grad erreicht in, denn nach der Aufrichtung kehren diese Rhizome auf dem kürzesten Wege die horizontale Lage zurück.

1) Vgl. auch Darwin, l. c., p. 417.

2) Dass überhaupt die Erzielung von negativem Heliotropismus vielfach intensiver Beichtung bedarf, ist II, p. 302 mitgetheilt.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 240; Flora 1873, p. 325.

4) Beitrag zur Kenntniss d. Wirkung d. Schwerkraft auf d. Pflanzen 1880, p. 32; Seratabz. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.

5) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 458; Frank, Beiige zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 90.

Vielleicht nimmt, wie auch Sachs[1]) vermuthet, die krümmende Wirkung unter Umständen schneller ab, als der Neigungswinkel. Wenigstens lassen vielleicht diese Deutung radiär gebaute Organe zu, die nur bis zu einem bestimmten Grenzwinkel sich krümmen und in dieser plagiotropen Gleichgewichtslage weiter wachsen.

Einfluss äusserer Verhältnisse auf heliotropische und geotropische Bewegungen.

§ 69. Die heliotropischen und geotropischen Eigenschaften können nicht nur nach den Entwicklungsstadien, sondern auch unter dem Einflusse äusserer Verhältnisse variiren[2]). In dieser Hinsicht ist früher (II, p. 303) mitgetheilt, dass zu negativem Heliotropismus mit gewissem Alter Pflanzentheile befähigt werden, die in jüngeren Entwicklungsstadien positiv heliotropisch waren. Ferner wachsen die Rhizome nicht weniger Pflanzen zunächst in horizontaler oder wenigstens geneigter Lage, um weiterhin, sei es nun in demselben Sommer oder im folgenden Jahre, sich über den Boden als orthotrope Sprosse zu erheben. Die Ursache hierfür liegt in inneren Zustandsänderungen, die gleichzeitig die geotropische Reactionsfähigkeit modificiren und die Entwicklung von Laubblättern u. s. w. an dem fortwachsenden Triebe herbeiführen. Ein solches Verhalten ist für viele mit Rhizomen perennirende Pflanzen bekannt, und es möge deshalb hier genügen, an Sparganium, Sagittaria[3]), Equisetum erinnert zu haben.

Analoge Aenderungen werden öfters durch Wegschneiden oder durch Hemmung des Wachsens anderer Pflanzentheile herbeigeführt. Bekannt ist, dass bei vielen Coniferen nach dem Decapitiren des Hauptstammes ein oder einige Seitentriebe sich aufrichten und mehr oder weniger vollkommenen Ersatz für die Hauptachse bilden[4]). Ebenso wird nach Sachs[5]) die abgeschnittene Hauptwurzel der Bohne durch eine Seitenwurzel ersetzt, und Darwin[6]) constatirte, dass eine oder einige der der Spitze der Hauptwurzel nächsten Seitenwurzeln sich durch verstärkten Geotropismus vertical abwärts stellten, wenn ohne Tödtung der Spitze deren Wachsthum durch Quetschung gehemmt war. Ferner bewirkt ein Wegschneiden der oberirdischen Triebe vielfach, dass diese dem Aufwärtswachsen der nun zu beblätterten Trieben auswachsenden Rhizome ersetzt werden. Dieses wurde u. a. an Sparganium ramosum, Sagittaria[7]), an der Kartoffel[8]), an Cordyline und Yucca[9]) beobachtet und trifft wohl für alle

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 240.

2) Wir berücksichtigen hier nicht die vom Erlöschen der Wachsthumsfähigkeit herrührenden Hemmungen des Heliotropismus und Geotropismus, setzen ferner voraus, dass die für die Bewegungsfähigkeit nothwendigen äusseren Bedingungen geboten sind.

3) An diesen Pflanzen machte schon Dutrochet (Recherches anatom. et physiolog. 1824, p. 111) derartige Beobachtungen.

4) Kunze, Flora 1851, p. 145; Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 280. — Vgl. auch Duhamel, Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 112.

5) Ebenda 1874, Bd. 1, p. 622.

6) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 16[illegible].

7) Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 818.

8) C. Kraus, Flora 1880, p. 54.

9) Sachs, l. c., 1880, Bd. 2, p. 484.

Rhizome zu, die normalerweise in ihrem Entwicklungsgang endlich in Laubsprosse auswachsen. Für andere Wurzelstöcke wird ein solcher Erfolg nicht immer erzielt, denn nach Göbel[1]) änderte das Rhizom von Adoxa moschatellina seine Wachsthumsrichtung nicht, als die blühenden Sprosse entfernt worden waren.

Bei Sparganium ramosum und Scirpus maritimus scheint einen ähnlichen Erfolg wie Abschneiden nach Elfving[2]) schon eine geringe Knickung oder Quetschung der oberirdischen Theile zu erzielen, und der endliche Wachsthumsstillstand, resp. das Absterben dieser ist im normalen Entwicklungsgang der Pflanzen offenbar ein für das Auswachsen der Rhizomknospe zu Laubsprossen bedeutungsvoller Factor.

Obige Resultate sind Beispiele von Erfolgen, die aus den mannigfachen Wechselwirkungen der Glieder eines Pflanzenkörpers untereinander entspringen (vgl. § 38—40). Durch welche besondere Verkettung die Beseitigung eines Gliedes die Wachsthumsthätigkeit und die geotropische Reactionsfähigkeit modificirt, ist nicht ermittelt, jedenfalls dürfen wir aber nicht schlechthin als einzige Ursache eine verstärkte Nährstoffzufuhr ansprechen, die immerhin ein mitwirkender Factor sein mag.

Von anderweitigen Beobachtungen über die Beeinflussung geotropischer oder heliotropischer Bewegungen durch äussere Einflüsse kann hier nur Weniges mitgetheilt werden, wenngleich manche derartige Erfolge für die Einsicht in diese Richtungsbewegungen von Bedeutung werden dürften. Ein gewisser Einfluss auf die heliotropische oder geotropische Bewegung entspringt wohl immer aus den Culturbedingungen, unter welchen eine Pflanze erwuchs, resp. unter denen sie während der Reactionszeit gehalten wird. So scheinen sehr gewöhnlich etiolirte Pflanzen sich stärker heliotropisch, als im Licht erzogene Pflanzen zu krümmen[3]), und nach H. Müller[4]) und Darwin[5]) macht eine vorausgegangene Verdunklung die Lichtpflanzen gegen einseitige Beleuchtung empfindlicher.

Offenbar ist es eine Folge der durch Culturbedingungen erzielten Reactionsfähigkeit, dass, wie Sachs[6]) fand und Elfving[7]) bestätigte, die in feuchter Luft gehaltenen Keimwurzeln sich nicht immer bis zur Verticalstellung geotropisch krümmen. Die Hauptwurzeln verhalten sich also dann analog wie die nur bis zu

---

1) L. c., p. 791.

2) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 492. — Richtungsänderungen werden zuweilen auch durch parasitische Pilze erzielt. Vgl. die von Darwin (l. c., p. 161) angeführten Beispiele. Nach den Beobachtungen Elfving's scheint es nicht unmöglich, dass auch schon Einsetzen der Rhizome in Wasser verstärkten Geotropismus herbeiführt. Auch wachsen nach Göbel (p. 819) die Rhizomsprosse der Kartoffel in nassen Sommern zuweilen zu Laubtrieben aus.

3) Immer trifft dieses nicht zu nach Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, I, p. 7.

4) Flora 1876, p. 91. 5) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 417.

6) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 445. — Ueber die Bedeutung des vom Contact mit Bodentheilchen herrührenden Reizes auf Krümmungen vgl. II, § 72. Auch fand Sachs (l. c., p. 627), dass bei wiederholter Umkehrung der spezifische Geotropismus der Seitenwurzeln allmählich abnahm.

7) Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 32; Separatabz. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.

einem bestimmten Grenzwinkel sich krümmenden Nebenwurzeln[1]) und
sen wie diese in schief absteigender oder horizontaler Richtung weiter, k
auch nach Elfving zu diesem Grenzwinkel zurück, wenn durch Aufrichtun
geotropische Bewegung veranlasst wird. Ferner wird, wie an Nebenwu
durch verstärkte Centrifugalkraft eine Verkleinerung des Grenzwinkels
beigeführt.

Die inneren Dispositionen, somit auch die von äusseren Verhältniss
hängigen, müssen überhaupt einen gewissen Einfluss auf die Reactionsfäh
des Organismus ausüben (vgl. II, § 27). Dieses ist auch bei Beurtheilu
Zusammengreifens von Geotropismus und Heliotropismus zu beachten, die
besonderen Qualitäten von Sensibilität entspringen, die jedoch keine u
änderlichen Grössen sind, und zudem werden in gegebenen Fällen vielleic
selben mechanischen Mittel zur Ausführung heliotropischer und geotrop
Bewegungen in Anspruch genommen. Angenommen, es sei z. B. durch g
pische Wirkung eine so weit gehende Turgordifferenz hergestellt, als
Eigenschaften der Pflanze gestatten, so wird eine weitere Steigerung
Hinzutreten einer gleichsinnig gerichteten heliotropischen Auslösung nicht
eintreten, und die aus einem Zusammengreifen von Heliotropismus und Ge
pismus entspringende Krümmungsthätigkeit entspricht natürlich nicht der Su
der durch Einzelwirkung von Geotropismus oder Heliotropismus erzielte
folge. Immerhin darf man aber von einem Zusammenwirken des Geotropi
und Heliotropismus sprechen, und im Lichte der obigen, hier nicht weiter
zuspinnenden Erwägungen ist es auch verständlich, warum bei überwiege
Heliotropismus gleichsinnig oder entgegengesetzt gerichtete Bestrebunge
Geotropismus in dem Resultate nicht zu auffallender Geltung kommen und
vorausgegangene heliotropische Induction ein gewisses Hinderniss für ge
pische Reactionsfähigkeit ist[2]. Bei gleichzeitiger heliotropischer und ge
pischer Empfindlichkeit wird aber die endliche Gleichgewichtslage eine R
tante der gleichsinnig oder entgegengesetzt gerichteten geotropischen
heliotropischen Bestrebungen sein[3].

So wie nicht bekannt ist, warum der eine Pflanzentheil positiv, der andere n
heliotropisch, resp. geotropisch reagirt, wissen wir auch die Gründe nicht anzugeben
zu einer Veränderung der Reactionsfähigkeit führen und z. B. bewirken, dass Anfang
sitiv heliotropische Organe weiterhin negativ heliotropisch werden (vgl. II, p. 302
Ursachen hierfür könnten ebensowohl in veränderter Sensibilität, als auch darin li
dass trotz der gleichen, von den sensiblen Organen ausgehenden Impulse ein andere
sultat der modificirten inneren Dispositionen halber erzielt wird. Vielleicht handelt e
auch nur um eine Modification in quantitativer Hinsicht, denn der erzielten Bew
lässt sich nicht ansehen, aus welchen und aus wie vielen Componenten sie sich als R
tante ergibt[4]. Möglicherweise sind also überhaupt in jedem Pflanzentheil positiv un
gativ heliotropische, resp. geotropische Bestrebungen vereint, doch können zwin
Gründe für eine solche allgemeine Schlussfolgerung nicht geltend gemacht werden. D

1) Ueber die mit Culturbedingungen veränderlichen Grenzwinkel der Nebenwu
vgl. Sachs, l. c., 1874, Bd. 1, p. 609 u. 623.

2) Vgl. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 55 u. 63.

3) Auf solches Zusammenwirken hat Dutrochet (vgl. II, p. 294) allgemein hinge
speziell das Zusammengreifen von Heliotropismus und Geotropismus wurde von Mohl (V
tabil. Zelle 1851, p. 140) hervorgehoben und von H. Müller (Flora 1876, p. 94) verfolgt

4) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 211.

Annahme positiv und negativ heliotropischer, resp. geotropischer Zellen gebauten Schlussfolgerungen ruhen deshalb auf einer möglichen, indess durch die Thatsachen nicht gebieterisch geforderten Hypothese[1]. Uebrigens könnten positive und negative Bestrebungen auch schon in der einzelnen Zelle in Antagonismus treten, so gut wie ja ein einzelliger Mucor aus positiv und negativ geotropischen Gliedern aufgebaut ist. Auch ist denkbar, dass die Richtung der Krümmungsbewegung mit der Intensität des auslösenden Agens umgekehrt wird, doch stimmen die thatsächlichen Beobachtungen nicht mit N. J. C. Müller's[2] Annahme, nach welcher je nach der Lichtintensität jeder Pflanzentheil zu positiv oder negativ heliotropischer Krümmung gebracht werden kann. Ferner muss nicht nothwendig durch den Antagonismus positiver und negativer Elemente erreicht sein, dass die einem radiären Bau entsprechend reagirenden Organe sich nicht orthotrop stellen[3], denn z. B. die spezifische Sensibilität könnte recht wohl derartig sein, dass gerade in plagiotroper Stellung die zu weiterer Krümmungsbewegung führenden Impulse aufhören, resp. einem Gleichgewichtszustand entsprechen, und auch in plagiotropen Organen müssen die zur Krümmung führenden Fähigkeiten nicht unveränderliche Grössen sein. Die Verkleinerung des Grenzwinkels an plagiotropen Seitenwurzeln mit Steigerung der Intensität des auslösenden Agens (vgl. II, p. 334) lässt vermuthen, dass die fragliche Stellung als eine Resultante sich ergibt, in der übrigens eventuell einige Factoren von dem einseitigen Angriff der Schwerkraft abhängen können und mit dieser nicht in demselben Verhältniss variiren müssen. (vgl. II, § 71).

In wie weit es fernerhin gelingen wird, die inneren Ursachen aufzudecken, warum die einen Organe sich positiv, die anderen sich negativ krümmen, ist vorläufig nicht abzusehen. Jedenfalls lässt sich eine bestimmte Hypothese in dieser Richtung zur Zeit nicht aufstellen, und verfehlt ist die Vermuthung Wolkoff's[4], nach welcher der negative Heliotropismus zu Stande kommen soll, indem die Lichtstrahlen so in den Pflanzentheilen gebrochen werden, dass factisch die von der Lichtquelle abgewandte Seite die stärker beleuchtete wird. Schon Sachs[5] hat auf das Unzureichende dieser Annahme hingewiesen und gefunden, dass durch Strahlenbrechung entstehende Brennstreifen auch in der vom Licht abgewandten Hälfte positiv heliotropischer Organe zu finden sind.

Die plagiotrope Richtung dorsiventraler Pflanzentheile ist auch nur theilweise als Resultante verschiedener Factoren verständlich (vgl II, § 61, 74), während die Ursachen für plagiotrope Gleichgewichtslage radiär gebauter Organe unbekannt sind. Eine Erklärung gibt auch Frank's[6] Hypothese nicht, die eine Polarität der Zellhäute annimmt, vermöge welcher nur in einer bestimmten, also eventuell der plagiotropen Stellung entsprechenden Lage, ein Gleichgewichtszustand erreicht wird. Ohne irgend triftige Gründe ist hier alles der Zellhaut zugeschoben, während doch weit eher lebendige Theile des Organismus und das Zusammenwirken verschiedener Umstände für das Resultat entscheidend sein dürften. Uebrigens hat Frank seine Theorie auch auf Pflanzentheile ausgedehnt, deren plagiotrope Stellung unzweifelhaft durch Zusammenwirken verschiedener Umstände zu Stande kommt, und für die nicht erforderlich ist, dass schon heliotropische oder geotropische Wirkung für sich allein eine zur Richtung von Licht oder Schwerkraft senkrechte Stellung zu bewirken suchen (vgl. II, § 74).

---

1) Eine solche Vereinigung positiver und negativer Zellen ist von Wiesner (l. c., 1880, p. 21) angenommen. Auch Sachs' (Lehrbuch, III. Aufl., p. 748) Anschauung lässt solche Vereinigung zu.

2) Botan. Untersuchungen 1872, Bd. 1, p. 59. — Vgl. II, p. 302.

3) Auf diese Möglichkeit hat hingewiesen Elfving, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. 2, p. 494. — Von dorsiventralen Organen, in denen nachweislich gewöhnlich einige Componenten für die Stellung entscheidend sind, sehen wir hier ab.

4) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 293.

5) Lehrbuch, IV. Aufl., 1874, p. 810.

6) Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 80.

gehemmt, das in den von Wiesner untersuchten Pflanzen keine heliotropische Bewegung erzeugte [1]).

Untersuchungen über den Einfluss der Lichtfarben, wurden von Poggioli (1817), Zantedeschi [2]), Payer [3]), Dutrochet [4]), Gardner [5]), Guillemin [6]), Sachs [7]), G. Kraus [8]), J. Wiesner [9]) u. A. ausgeführt. Näheres über diese Versuche ist bei Guillemin, Sachs, Wiesner zu finden. Bemerkt sei nur, dass von älteren Versuchen insbesondere die von Guillemin im prismatischen Spektrum ausgeführten Experimente mit viel Umsicht angestellt sind, und in diesen, ausser dem Hauptmaximum in den stärker brechbaren Strahlen, ein secundäres Maximum in den schwächer brechbaren Strahlen constatirt wurde. Dass Guillemin die Lage der Maxima etwas anders als Wiesner fand, hat wohl zum guten Theil seinen Grund in der Verwendung verschiedenwerthiger Prismen, und Guillemin hebt selbst hervor, wie, je nachdem mit Prismen aus Quarz, Steinsalz oder Flintglas operirt wurde, die Lage der auf das prismatische Spektrum bezogenen Maxima sich der Dispersion und Absorption der Strahlen halber verschob. Wiesner arbeitete mit Flintglasprismen, ferner auch mit farbigen Medien, und benutzte bei Verwendung letzterer vielfach Gaslicht, während das prismatische Spektrum mit Hülfe von Sonnenlicht entworfen wurde. In diesen Versuchen wurden nur heliotropisch empfindliche Pflanzen geprüft, während den Experimenten mit farbigen Medien auch weniger empfindliche Pflanzentheile, wie z. B. etiolirte Triebe von Salix alba unterworfen wurden. Ohne näher auf die Ausführung der Versuche einzugehen, sei hier nur erwähnt, dass Heliotropismus auch hinter einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff eintrat, die keine sichtbaren Strahlen durchliess, und dass die heliotropische Wirkung der ultravioletten Strahlen nur im prismatischen Spektrum geprüft wurde.

Die Annahme völliger Unwirksamkeit der schwächer brechbaren Strahlen, die wir insbesondere bei Sachs finden, ist wesentlich auf die hinter einer Lösung von Kalibichromat erhaltenen Resultate basirt, und die negativen Befunde erklären sich aus der relativ geringen Wirksamkeit der schwächer brechbaren Strahlen und der oben erwähnten hemmenden Wirkung, die durch beigemengte gelbe Strahlen erzielt wird. Die schon von Gardner bemerkte, von Guillemin und Wiesner bestätigte seitliche Biegung der dem prismatischen Spektrum exponirten Pflanze, vermöge welcher sich diese nicht genau in der Ebene der auftreffenden Lichtstrahlen krümmen, sondern sich etwas nach den wirksameren Spektralbezirken hin neigen, ist ohne weitläufigere Discussion verständlich. Denn man würde einen analogen Erfolg erhalten, wenn die Pflanze so hinter die Berührungslinie einer rothen und blauen Glasplatte aufgestellt wurde, dass die eine Hälfte der dem Licht zugewandten Peripherie des Pflanzentheils durch blaues, die andere Hälfte durch rothes Licht beleuchtet ist.

Nach den Versuchen von Wiesner, Kraus, Fischer v. Waldheim [10]) verhalten sich Pilze, auch einzellige Mucorineen, wie andere positiv heliotropische Pflanzen. Sorokin's [11]) Angabe, nach der Mucor mucedo und einige andere Pilze im blauen Licht (Kupferoxydammoniak) positiv, im gelben Licht (Kalibichromat) negativ heliotropisch sein sollen, ist nach den Versuchen obiger Forscher nicht zutreffend.

Das Verhalten negativ heliotropischer Pflanzentheile in farbigem Licht wurde von Wolkoff [12]), Sachs [13]), G. Kraus (l. c.), Prantl [14]) und Wiesner (l. c.) untersucht.

Polarisirtes Licht wirkt nach Guillemin [15]) und Askenasy [16]) ebenso wie gewöhnliches Licht.

---

1) Vgl. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 11. Vgl. II. § 33.
2) Bot. Ztg. 1843, p. 620.
3) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III sér., Bd. 2, p. 99.
4) Ebenda 1843, II sér., Bd. 20, p. 329.
5) London, Edinburgh and Dublin Philosophical Magazine 1844, Bd. 24, p. 7.
6) Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 154.
7) Bot. Ztg. 1864, p. 361. 8) Ebenda 1876, p. 504.
9) Die heliotropischen Erscheinungen 1878, I, p. 44; 1880, II, p. 10, 87, 89.
10) Bot. Jahresb. 1875, p. 779. 11) Ebenda 1874, p. 214.
12) Mitgetheilt bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 299 (für Luftwurzel von Chlorophytum). 13) Lehrbuch 1874, IV. Aufl., p. 810 (für Epheu).
14) Bot. Ztg. 1879, p. 699 (für Rhizoiden der Farnprothallien).
15) L. c., p. 172. 16) Bot. Ztg. 1874, p. 237.

Anderweitige Wirkungen der Schwerkraft.

§ 71. Durch die Schwerkraft wird in allen Pflanzen eine mechanische, und wenn entsprechende Reizbarkeit vorhanden ist, eine auslösende Wirkung erzielt. Mechanisch wirkt die Schwerkraft, indem ein dem Gewicht entsprechender Zug, ebenso wie jeder andere mechanische Zug, ein für die endliche Gleichgewichtslage, also auch für die Richtungsbewegungen und die damit zusammenhängenden Wachsthumsvorgänge mitspielender Factor ist. Von diesen mechanischen Wirkungen, die einen zu schwachen Stengel verhindern, sich aufrecht zu erhalten, wird gelegentlich in II, § 74 die Rede sein, und erwähnt ist schon (II, p. 334), dass der mit Verstärkung der Centrifugalkraft gesteigerte mechanische Zug, unter Ueberwindung des negativen Geotropismus, eine erdwärts zielende Krümmungsbewegung des hypocotylen Gliedes von Lupinus erzeugen kann.

Bezüglich der auslösenden Wirkungen der Schwerkraft ist mit Rücksicht auf den Geotropismus die Frage zu erwägen, ob die Zuwachsbewegung auch dann beeinflusst wird, wenn Pflanzentheile in ihrer Gleichgewichtslage, also orthotrope Pflanzentheile in verticaler Stellung sich befinden. Für orthotrope Pflanzentheile haben die von Elfving[1]) und von Schwarz[2]) angestellten Versuche übereinstimmend ergeben, dass die Zuwachsbewegung durch die der Achse parallel wirkende Schwerkraft resp. Centrifugalkraft nicht merklich beeinflusst wird, wenn die Organe sich in Gleichgewichtslage befinden, also der Zug der Schwere, resp. der Centrifugalkraft von der Stammspitze zur Wurzelspitze gerichtet ist.

Ein solches Resultat erhielt Elfving für Wurzeln, Schwarz auch für Stengel von Keimpflanzen, als vergleichend die Zuwachsbewegung in normaler Verticalstellung, sowie unter dem Einfluss schwächerer oder sehr starker Centrifugalwirkung bestimmt wurde. Auch fiel die Zuwachsbewegung ebenso aus, als die Pflanzen in horizontaler Lage am Klinostat langsam um die Achse rotirten, also die Schwerkraft senkrecht gegen die Längsachse des Stengels und der Wurzel gerichtet, eine Krümmungsbewegung aber verhindert war. Unter beiderlei Versuchsbedingungen fand Schwarz ferner die Wachsthumsvertheilung in Stengeln und Wurzeln unverändert, d. h. die schnellst wachsende Zone wurde immer in derselben relativen Lage an den Versuchsobjecten gefunden. Also kommen auch nicht, was ja denkbar wäre, Wirkungen wie im Geotropismus zu Wege, in welchem zwar die mittlere Zuwachsbewegung nicht erheblich, die Wachsthumsvertheilung in der durch Schwerkraft beeinflussten Zone aber ansehnlich modificirt wird.

Dagegen fand Elfving die Zuwachsbewegung der Fruchtträger von Phycomyces nitens etwas verlangsamt, als diese umgekehrt, also mit der Spitze erdwärts gekehrt, gehalten wurden, und da diese Objecte in horizontaler Lage

---

1) Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft in Pflanzen, 1880; Separatabdr. aus Acta Soc. Scient. Fenn., Bd. 12.

2) Unters. aus d. bot. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 53. — N. J. C. Müller's Angabe (Handbuch d. Botanik 1880, Bd. 1, p. 234), dass verstärkte Centrifugalkraft einen Einfluss auf das Längenwachsthum habe, ist demgemäss irrig.

während die geotropische Krümmung durch langsame Rotation vermieden ist, sich ebenso wie Keimpflanzen verhalten, so dürfte wohl die Wachsthumsschnelligkeit auch anderer orthotroper Pflanzentheile bei inverser Stellung, wenn also die Wurzelspitzen zenithwärts, die Stammspitzen erdwärts gerichtet sind, retardirt werden. Hierfür sprechen die Beobachtungen Vöchting's[1], nach denen die abwärts gerichteten Aeste von Trauerbäumen langsamer als die aufstrebenden Aeste wachsen, und meine Erfahrungen an den Brutknospen von Marchantia, an denen, sobald die genügenden Wachsthumsbedingungen gegeben sind, alle Rhizoidanlagen auszuwachsen streben, an horizontal gelegten Brutknospen aber nur auf der erdwärts gewandten Fläche Rhizoide erscheinen, weil durch die Schwerkraft das Auswachsen der Haare auf der dem Zenith zugewandten Fläche gehemmt wird. Auch spricht zu Gunsten des Obigen, dass nach Vöchting[2] an horizontal gelegten Zweigen öfters eine Förderung des Auswachsens von Knospen auf der Oberseite, der Wurzeln auf der Unterseite als Folge der Schwerkraftwirkung zu bemerken ist.

Indem ich auf II, § 63 und die Originalarbeiten verweise, unterlasse ich hier nähere Angaben über die Ausführung der von Elfving und Schwarz angestellten Versuche und bemerke, dass Elfving, resp. Schwarz Centrifugalwirkungen verwandten, welche bis zum 50fachen, resp. 30fachen der Beschleunigung der Schwere gingen.

Um die Fruchtträger von Phycomyces nitens in umgekehrter Lage zu erhalten, benutzte Elfving deren Eigenschaft, vermöge des den Geotropismus überwiegenden Heliotropismus bei einer von unten einfallenden Beleuchtung abwärts zu wachsen. Die auf Brod cultivirten und in einer Feuchtkammer gehaltenen Objecte kamen so abwechselnd in erdwärts und zenithwärts gerichtete Lage, während zugleich zur Erzielung allseitiger Beleuchtung die Pflanzen um eine verticale Achse langsam gedreht wurden. In der Curve der grossen Periode macht sich dann eine relative Hemmung der Zuwachsbewegung während der Stunde bemerklich, in welcher die Pflanzen erdwärts gewandt waren, wie am besten aus den bei Elfving mitgetheilten graphischen Darstellungen zu ersehen ist.

An den linsenförmigen Brutknospen von Marchantia sind die zu Rhizoiden auswachsenden Zellen durch Chlorophyllmangel gekennzeichnet. Dass allseitig diese Zellen mit Realisirung der allgemeinen Wachsthumsbedingungen auszuwachsen streben, lehren vertical aufgestellte Brutknospen, an denen nun auch auf der dem Substrat nicht anliegenden Fläche Rhizoiden reichlich erscheinen, während solche nicht an der aufwärts gewandten Fläche der horizontal gelegten Brutknospen zum Vorschein kommen und sich schon spärlich auf der Oberseite bilden, wenn die Brutknospen unter einem Winkel von etwa 45 Grad aufgestellt sind[3]. Es wird also hier durch die Schwerkraft das Auswachsen der Rhizoidanlagen auf der zenithwärts gewandten Fläche gehemmt, die Fähigkeit des Auswachsens aber nicht vernichtet, da nach dem Umkehren auch an dieser Fläche Rhizoiden erscheinen. Die Production letzterer veranlasst ferner ein durch Contact mit einem festen Körper erzielter Reiz, so dass Rhizoide unter solchen Umständen entgegen der hemmenden Wirkung der Schwerkraft auswachsen. Analog verhalten sich die Brutknospen von Lunularia vulgaris, bei denen jede Rhizoidanlage eine von einer zur anderen Fläche reichende Zelle ist[4]. — Ferner begünstigt nach Leitgeb[5] die Schwerkraft das Auswachsen von Haaren auf der erdwärts gewandten Seite des Prothalliums der Macrospore von Marsilia quadrifolia.

---

1) Bot. Ztg. 1880, p. 599. 2) Ueber Organbildung im Pflanzenreich 1878, p. 164.

3) Pfeffer, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. 1, p. 77. — Ueber die Induction der Bilateralität in die aus den Brutknospen entwickelten Thalluslappen vgl. II, p. 164.

4) Nach Leitgeb, Bot. Ztg. 1872, p. 766; Kny, Die Entwicklung d. Parkeriaceen 1875, p. 12, Separatabz. aus Nov. Act. d. Leopold. Akad., Bd. 37.

5) Zur Embryologie d. Farne 1878, p. 7; Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 77, Abth. 1.

Einer kritischen Untersuchung ist noch nicht unterworfen, in wie w
excentrische Verdickungen von Stengeln, Wurzeln etc. durch Einwirkung v
Schwerkraft an den nicht vertical gestellten Pflanzentheilen zu Stande komm
Auf die Verbreitung dieser übrigens schon länger bekannten Gestaltung[1] wur
von C. Schimper[2] hingewiesen, der die oberseitig stärker verdickten Ae
epinastisch, die unterseitig verdickten hyponastisch und die nach beiden Seit
excentrisch verdickten diplonastisch nannte. Da diese Bezeichnungen für d
relativ stärkere Längenwachsthum der Oberseite oder Unterseite üblich gew
den sind, können diese Phänomene im Näheren als transversale Epinastie, H
ponastie und Diplonastie gekennzeichnet werden.

Epinastisch pflegen u. a. die schief gestellten Zweige von Tilia, Fag
Ulmus, Viscum album, Mespilus germanica, hyponastisch die Zweige von Pin
sylvestris, Juniperus virginiana, Rhus cotinus, Buxus sempervirens zu sein[3]
als diplonastisch werden von Schimper Rosa canina und Corylus avellana ang
führt; übrigens kann man mit Erweiterung des Begriffs auch die Flachstenge
gleichviel nach welcher Richtung ihre längste Achse gerichtet ist, hierh
rechnen[4]. Wurzeln scheinen nicht selten in der Nähe ihres Ursprungsor
epinastisch, entfernter von diesem hyponastisch zu sein[5].

Diese Gestaltungen sind nun theilweise sicher eine Folge einer inhärent
oder inducirten Dorsiventralität[6], theilweise hängen sie wohl von äusser
Verhältnissen, jedoch sicher nicht immer oder nicht immer allein von d
Schwerkraft ab. Diese mag allerdings in gegebenen Fällen durch eine der ge
tropischen analoge auslösende Wirkung einen bestimmenden Einfluss habe
Denn wie in den an ihrer Krümmung verhinderten Pflanzentheilen die z
Convexität strebende Seite in radialer Richtung ein verstärktes Wachsthum e
fahren kann, mag solche Wirkung auch in Aesten mitspielen, an denen Belas
u. s. w. erzielt, dass sie weniger steil aufgerichtet sind, als der Geotropis
erstrebt. Indess muss erst durch exacte Untersuchungen entschieden werd
ob und wie, äussere Agentien als veranlassende Ursache vorausgesetzt, d
Schwerkraft oder andere Factoren entscheidend influiren, denn auch ande
Umstände, wie einseitig stärkere Benetzung durch Regen, einseitige Lichtw
kung, durch Blattstellung begünstigte Ernährungsverhältnisse u. a. können n
wohl einen analogen Erfolg erzielen.

Die Schwerkraft wird auch nicht unzweifelhaft als veranlassende Urs
gekennzeichnet durch die Beobachtungen Nördlinger's[7], dass die zuvor conc
trischen Jahresringe in den folgenden Jahren excentrisch wurden, als die früh
senkrecht gewachsenen Stämme in schiefe Lage gebracht worden waren u
hierdurch Eichenstämme Epinastie, Fichte, Lärche, Föhre Hyponastie a

1) Vgl. de Candolle, Pflanzenphysiologie 1833, Bd. 1, p. 71.
2) Vgl. II, p. 194, u. Kny, Bot. Ztg. 1877, p. 417.
3) Kny, l. c., p. 417; Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 604.
4) Hofmeister, l. c., p. 612.
5) Mohl, Bot. Ztg. 1862, p. 274; Nördlinger, Der Holzring als Grundlage des Baum
pers 1871, p. 24.
6) Vgl. in dieser Hinsicht Göbel, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. I, p.
Auf die Erfolge, welche durch einseitige Verdickung der Achsen bezüglich der Blattst
erzielt werden, kann hier nicht eingegangen werden.
7) L. c., p. 21.

eten. Da das Resultat der endlichen Gestaltung keinen sicheren Rückschluss
ıf die veranlassenden Ursachen gestattet, so sind in dieser Hinsicht auch nicht
ie Beobachtungen Kny's[1]) zu verwerthen, nach denen in epinastischen Zweigen
ie obere Hälfte der Qualität des Frühlingsholzes sich näherte, in den hypo-
astischen Zweigen die Sache sich umgekehrt verhielt.

B. Psychrometrische Bewegungen.
(Hydrotropismus.)

§ 72. Ausser Schwerkraft, Contact, einseitiger Beleuchtung wirkt eine
ychrometrische Differenz in der Art als Reiz auf die Wurzel, dass diese eine
egen die feuchtere Luft gerichtete Krümmungsbewegung ausführen, welche
überall gleichmässig dampfgesättigter Luft unterbleibt, weil der bezügliche
eiz nur ausgelöst wird, wenn die sensible Wurzelspitze auf zwei Seiten mit
uft ungleicher Dampfsättigung in Berührung ist. Deshalb krümmt sich eine
urzel nicht bei vollkommener, wohl aber bei unvollkommener Dampfsätti-
ıng der Luft gegen einen feuchten Körper hin, da mit der Entfernung von
esem, der Vertheilung der fortwährend gebildeten Wasserdämpfe halber, die
ampfsättigung der Luft abnimmt.

Demgemäss verhalten sich Wurzeln, die aus dem Boden eines Siebes, eines
umentopfes u. s. w. herauswachsen. In dampfgesättigter Luft pflegen Keim-
urzeln in senkrechter Richtung weiter zu wachsen, gleichviel ob der Boden
es Siebes in horizontale oder schiefe Lage gebracht wird; in letzterem Falle
er krümmen sich die Wurzeln auf dem kürzesten Wege dem Siebboden zu
nd wachsen diesem angeschmiegt weiter, wenn die Luft nicht dampfgesättigt
t. Unter diesen Umständen wachsen aber bei horizontaler Stellung des Sieb-
odens viele Wurzeln senkrecht abwärts, weil dieselben in dieser Lage nicht
urch einen psychrometrischen Unterschied gereizt werden.

Die Empfindlichkeit gegen psychrometrische Differenzen ist, wie die geo-
opische Sensibilität, nach Darwin[2]) auf eine etwa $1\frac{1}{2}$ bis 2 mm lange Zone
er Wurzelspitze beschränkt. Es folgt dieses daraus, dass die Bewegung unter-
lieb, wenn die Wurzelspitze mit Höllenstein behandelt oder mit einer Mischung
ıs Olivenöl und Lampenruss überzogen worden war. Da in letzterem Falle
ıweilen das Fett von einzelnen Stellen sich hinwegzieht, so ist begreiflich,
ass an einzelnen Versuchsobjecten die psychrometrische Differenz als Reiz
irken konnte.

Dass Wurzeln sich gegen einen feuchten Schwamm oder feuchte Erde hinwenden,
wurde von Lefebure[3]) beobachtet, ferner von Knight[4]), der einen Feuchtigkeitsunterschied

1) L. c., p. 434. — Nach Hofmeister (l. c., p. 601) soll das Holz der oberen Hälfte von
weigen ein höheres spezifisches Gewicht besitzen. Bemerkt sei noch, dass nach Geleznoff
gl. Kny, l. c., p. 420) in epinastischen Zweigen die obere Hälfte, in hyponastischen Zwei-
en die untere Hälfte reicher an Wasser ist. — Erwähnt soll auch nur werden, dass nach
ner übrigens ohne sichere Argumente hingeworfenen Annahme Musset's (Compt. rend. 1867,
d. 65, p. 424) die Drehung der Erde einen Einfluss auf die Gestaltung des Querschnitts der
umstämme haben soll. 2) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 154.

3) Expérienc. s. l. germination 1801, p. 50.

4) Philosophical Transactions 1811, p. 212.

als Ursache ansprach. In der Folge haben Johnson[1]), Duchartre[2]) und Sachs[3]) diese Bewegung verfolgt, und von letzterem wurde streng erwiesen, dass in der That in der psychrometrischen Differenz der Luft die äussere Veranlassung liegt. Die Beschränkung der Reizbarkeit auf die Wurzelspitze wurde von Darwin festgestellt.

Zur Beobachtung kann man die Samen in Sägespänen cultiviren, die auf einem Sieb, etwa einem mit Stramin überzogenen Rahmen, ausgebreitet sind. Um ein Vertrocknen der in die Luft hervortretenden Wurzeln zu verhindern, dürfen die Culturen in nicht zu trockener Luft gehalten werden. Unter solchen Umständen überzeugt man sich, dass auch Seitenwurzeln gegen psychrometrische Differenz empfindlich sind[4]). Der von einem feuchten Körper ausgehende Reiz kann sich auf eine Entfernung bis zu 10 mm bemerklich machen. An Stengeln von Keimpflanzen konnte Sachs eine derartige Reizbarkeit nicht finden, die auch für andere Objecte noch nicht erwiesen ist, doch wäre möglich, dass die im folgenden Paragraph zu besprechende, vom Substrat ausgehende Richtkraft theilweise hierher gehört.

Das Zusammengreifen der verschiedenen Factoren in ihrer Bedeutung für die Bewegung der Wurzeln im Boden kann hier nur kurz angedeutet werden[5]). Wir halten uns zunächst an eine orthotrope Wurzel, die vermöge ihres positiven Geotropismus abwärts strebt, deren Wurzelspitze aber in Contact mit den Bodentheilchen derart gereizt wird, dass eine von der Berührungsstelle hinweg zielende Bewegung eintritt (vgl. II, § 53). Indem die Wurzel sich so von dem Widerstand leistenden Bodenpartikeln wegwendet, findet die Spitze, gleichsam herumtastend, ihren Weg zwischen den Bodentheilen. Auf die noch wachsenden, etwas hinter der Spitze gelegenen Partien wirkt aber ein Contactreiz so, dass eine Krümmung nach dem berührenden Körper stattfindet, und gewöhnlich wird diese Krümmung die abwärts strebende Bewegung der Wurzel unterstützen, weil bei einer geotropisch sich krümmenden Wurzel der Regel nach die Unterseite in Contact mit Bodentheilchen gebracht wird. Die Ablenkung der Wurzel durch Feuchtigkeit wird ferner bestrebt sein, die Krümmung der Wurzel nach der feuchteren Erde hin zu richten. Eine gewisse Rolle kann auch der meist nur schwächere Heliotropismus spielen, doch kommt dieser augenscheinlich für das Eindringen der Wurzeln in den Boden nicht in hervorragender Weise in Betracht[6]).

Auf die Seitenwurzeln wirken dieselben Factoren wie auf die Hauptwurzeln ein, doch tritt an denselben die geotropische Wirkung mehr zurück, welche Seitenwurzeln höherer Ordnung ganz abgehen kann und die bestrebt ist, die geotropisch empfindlichen Seitenwurzeln in plagiotrope Stellung zu bringen (vgl. II, p. 299). Die Seitenwurzeln wachsen deshalb häufig im Boden in aufwärts strebender Richtung[7]) und erheben sich besonders dann in die Luft, wenn in dampfgesättigter Atmosphäre die nach dem feuchten Boden hinzielende Ablenkung durch psychrometrische Differenz hinwegfällt.

Damit die durch Geotropismus abwärts gerichtete Wurzelspitze in einen

1) Citirt bei Duchartre. 2) Bullet. d. l. soc. bot. d. France 28. Nov. 1856.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 209.

4) Nach Sachs (l. c., p. 217) scheinen auch die nur wenig geotropischen Nebenwurzeln gegen hygrometrische Differenz in erheblichem Grade sensibel zu sein.

5) Näheres bei Darwin, Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 60, 168, 473.

6) Darwin, l. c., p. 474; K. Richter, Unters. üb. d. Einfluss d. Beleuchtung auf d. Eindringen d. Keimwurzeln, 1879, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 80, Abth. 1.

7) Vgl. Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 290 u. 303; Sachs, l. c., p. 221. Elfving, Beitrag zur Kenntniss d. Einwirkung d. Schwerkraft auf Pflanzen 1880, p. 30.

Widerstand leistenden Boden eindringt, muss dieselbe einen Stützpunkt finden, der entweder schon durch das Gewicht der Samen, resp. der diese bedeckenden Erde geboten ist oder erreicht wird, indem die Samen zunächst durch Wurzelhaare oder durch ausgetretene Schleimstoffe an den Boden fixirt werden. Die durch die Wurzelhaube geschützte Wurzelspitze wird dann durch die Streckung der hinter ihr liegenden wachsenden Zone mit ansehnlicher Kraft in den Boden gestossen, durch die Verdickung wirkt aber zugleich der Spitzentheil wie ein Keil, der nach dem Einsetzen in einen Spalt, etwa durch Quellung, dicker zu werden bestrebt ist. Dieser durch Wachsthum erzielte Seitendruck ist so ansehnlich, dass u. a. in Versuchen Darwin's ein Gewicht von 1500 g nöthig war, um eine durch eine Spiralfeder zusammengehaltene Holzklammer ebenso weit zu öffnen, wie es eine Bohnenwurzel gethan hatte, die in einen zwischen den Klammerarmen befindlichen 0,6 Zoll langen Canal geführt gewesen war. Wie ansehnlich die vorwärts stossende Kraft der Wurzel ist, ergibt sich daraus, dass ein Bohnensamen $^1/_4$ Pfund in die Höhe zu heben vermochte, als die Wurzelspitze in ein weiteres Fortwachsen verhinderndes Loch geführt und seitliche Ausbiegung des freien Wurzeltheils möglichst vermieden war[1]).

Bei der Entwicklung der Keimpflanzen handelt es sich sehr oft um ein Durchbrechen des Bodens seitens der über diesen hervortretenden Theile. Wie hierbei die vielfach verbreitete Einkrümmung von epicotylen Gliedern, Blattstielen u. s. w. für das Durchbrechen des Bodens von Bedeutung ist, müssen wir hier unterlassen auszumalen. (Näheres bei Darwin l. c., p. 72, 475.) — Ueber das spätere Einziehen von oberirdischen Theilen durch Verkürzung älterer Wurzeltheile vgl. II, § 7 u. 8.

Nach Obigem ist verständlich, warum im Boden unter Mitwirkung der Contactreize die Krümmungen der Wurzeln eine etwas andere Gestaltung annehmen als in feuchter Luft oder im Wasser[2]). Unter diesen Culturbedingungen krümmen sich, wohl wesentlich des Mangels der Contactreize halber, Wurzeln häufiger nicht bis zur Verticalstellung, die im Boden in diese Lage gerathen. Uebrigens wirkt auch der Boden vermöge mechanischen Widerstandes und verhindert so die nachträgliche partielle Ausgleichung geotropischer Krümmung, die bei Cultur in Wasser oder Luft nicht selten zu bemerken ist[3]).

C. Eigenrichtung und Substratrichtung.

§ 73. Wie mit dem mütterlichen Organe seitliche Sprossungen einen, natürlich durch äussere Eingriffe veränderbaren Eigenwinkel (II, p. 299) bilden, übt auch das als Culturboden dienende Substrat einen richtenden Einfluss auf die aus ihm hervortretenden Pflanzentheile aus. Dieserhalb stellt sich die kaum geotropisch und heliotropisch empfindliche Mistel, sofern nicht andere Wirkungen eingreifen, mehr oder weniger senkrecht gegen die Aeste der Nährpflanze, und diese Substratrichtkraft reicht auch aus, um, trotz des Geotropismus, aus verticalen Culturflächen Pilobolus, Mucor mucedo und andere Schimmelpilze horizontal hervortreten zu machen[4]). Weiterhin aber erfolgt an den Sporangienträgern von Mucor eine geotropische Aufwärtskrümmung, die an manchen Hy-

---

1) Darwin, l. c., p. 61.

2) Vgl. Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. 1, p. 444; Hofmeister, Bot. Ztg. 1869, p. 92.

3) Sachs, l. c., p. 447 u. 456.

4) Dutrochet, Rech. anatom. et physiol. 1824, p. 100.

ı anderen Hyphen erst in einer von dem Substrat ent
eintritt und an andern wohl auch ganz unterbleibt. Letzteres ist
auf der Unterseite eines Würfels aus Brod oder einem andern Subst
vorbrechenden Sporangienträgern von Mucor häufiger zu beobachten.

Ungetrübt tritt diese vom Substrat abhängige Richtung bei Aus
anderer eingreifender Factoren hervor, und Sachs fand [1]), dass bei Elim
des Geotropismus und Heliotropismus die Sporangienträger von Mucor
und Phycomyces nitens sich durchgehends annähernd senkrecht gegen
chen des als Culturboden dienenden Würfels stellten und demgemäss
den Kanten entspringenden Objecte in Richtung der Halbirungslinie d
tenwinkels wuchsen. Bei solchen am Klinostaten ausgeführten Versuc
Keimpflänzchen von Lepidium sativum und Linum usitatissimum ware
zunächst unbestimmt gerichtet, während sie lebhaft nutirten, nahmen ab
terhin durch entsprechende Krümmung des hypocotylen Gliedes eine ge
Substrat (einen Torfwürfel) annähernd senkrechte Stellung ein. Die W
wuchsen dem Torfwürfel angeschmiegt weiter oder drangen in diesen ei
Culturen von Mucor und Phycomyces hielten sich bei Ausschluss von
pismus die Rhizoiden im Substrate, während bei normaler Aufstellung di
positiv geotropischen Rhizoiden aus der unteren Substratfläche heraus
feuchten Raum wuchsen [2]).

Nach den erwähnten und den gleichartigen Beobachtungen an Hutp
dürfte wohl allgemeiner, jedoch voraussichtlich in spezifisch ungleichem
der feuchte Culturboden einen richtenden Einfluss auf die aus ihm ent
genden, resp. in ihm verbleibenden Pflanzentheile ausüben, der natürlic
immer ausreicht, um bei gleichzeitiger Einwirkung anderer Richtungs
gungen deutlich hervorzutreten. So erscheint auch Mucor mucedo sogleich
einem schiefen Winkel gegen das Substrat, wenn verstärkter Geotrop
durch gesteigerte Centrifugalkraft erzielt wird (II, p. 334). Nach den ob
wähnten Beobachtungen an Mucor, die in gleicher Weise an Hutpilzen ge
wurden, scheint die Richtkraft des Substrates mit der Entfernung von d
abzunehmen.

Soweit es sich einfach um die Richtung als Thatsache handelt, dürfe
mit Dutrochet die vom Substrat abhängige Stellung und den Eigenwink
einander vergleichen, wenn auch in causaler Hinsicht Unterschiede best
Auch der Eigenwinkel tritt natürlich nur dann ungetrübt hervor, wenn a
richtende Eingriffe, wie Geotropismus, Heliotropismus u. s. w. ausgeschl
sind, und tritt als Richtkraft in den Vordergrund, sobald andere Richtungsl
gungen keine oder eine nur untergeordnete Rolle spielen. Das ist u. a. be
meisten Pflanzenhaaren, den Blättern von Viscum, den Nebenwurzeln n
Ordnung der Fall. Uebrigens ist selbstverständlich, dass jede Seitens
sung irgend einen Winkel mit dem Muttersspross bilden muss, und au

---

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 218. — Mittlerweile hat
mann (Bot. Ztg. 1881, p. 368) die Ablenkung der Sporangienträger durch psychrometr
Differenz nachgewiesen.

2) Sachs, l. c., p. 222.

3) Sachs, l. c., p. 225; Duchartre, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 777.

den geradlinig fortwachsenden Pflanzenorganen üben die Theile eine richtende Kraft aufeinander aus, vermöge welcher eben, bei Ausschluss anderer Bewegungsursachen, Stengel und Wurzel am Klinostaten geradlinig fortwachsen (vgl. II, § 63).

Während die vom Substrat abhängige Richtkraft die Pflanzentheile allgemein rechtwinklig gegen die bezüglichen Tangenten zu stellen scheint, kann der Eigenwinkel auch ein spitzer sein, wie schon früher (II, § 62) hinsichtlich der Seitenwurzeln mitgetheilt wurde. Der bei Eingriff anderer Factoren erzielte Grenzwinkel dieser und anderer Organe ist aber nicht schlechthin als Resultante von Eigenwinkel und Richtungsbewegungen aufzufassen, sondern hängt von Eigenschaften ab, welche den fraglichen Pflanzentheil auch nach Abtrennung von dem mütterlichen Organismus die bezügliche Stellung annehmen lassen würden. Hierbei ist freilich vorausgesetzt, dass mit der Isolirung aus der Wechselwirkung der Theile eine veränderte Reactionsfähigkeit nicht entspringt, wie es der Fall ist, wenn nach dem Decapitiren des Hauptstamms dieser durch einen Seitenspross ersetzt wird, indem dessen geotropische Krümmungskraft sich steigert [1]). Dass in der That nicht eine aus dem angestrebten Eigenwinkel entstammende Componente, sondern die specifische Reactionsfähigkeit für den Grenzwinkel entscheidend sein kann, lehren die radiär gebauten Seitenwurzeln, welche nach der Umkehrung der Hauptwurzel sich zu demselben geotropischen Grenzwinkel krümmen (II, p. 299), was dann nicht der Fall sein könnte, wenn die aus einem spitzen Eigenwinkel entstammende Componente ein für die Richtung maassgebender Factor wäre. Freilich kann auch der Eigenwinkel, resp. die vom Substrat abhängige Richtkraft, eine für den Grenzwinkel eines Pflanzentheils mitwirkende Componente liefern, die indess vielleicht nur auf kurze Distanz wirkt, wenn wir zum Maassstab die vorhin mitgetheilten Erfahrungen an Mucor nehmen dürfen, welcher erst in einiger Entfernung vom Substrate sich geotropisch aufzurichten beginnt.

Eigenwinkel und vom Substrat abhängige Richtkraft wurden von Dutrochet [2]) erkannt, späterhin aber kaum als für die Stellung maassgebende Factoren beachtet, bis Sachs [3]) beide studirte. Dutrochet's Zusammenfassung der vom Eigenwinkel und vom Substrat abhängigen Richtkraft ist um so mehr gerechtfertigt, als bei Mistel und parasitischen Pilzen lebendige Substrate in Betracht kommen, und das Verdienst dieses Forschers wird nicht dadurch geschmälert, dass er irrigerweise annahm, der Eigenwinkel sei immer ein Rechter, und dass die von ihm versuchte, auf Massenattraction basirte Erklärung der Richtkraft nicht zutrifft, denn eine causale Aufhellung der vom Substrat abhängigen richtenden Wirkung ist auch heute noch nicht gegeben. Von Massenattraction, welche auch van Tieghem [4]) als Ursache der vom Substrat abhängigen Richtung von Pilzen ansieht, kann diese Richtkraft nicht abhängen, da dann die Anziehung einer nur kleinen Masse eine höhere Wirkung als die von der ganzen Erdmasse ausgehende geotropische Wirkung haben müsste [5]), und da sich die

---

1) Vgl. II, p. 336. — Veränderte Reactionsfähigkeit, vielleicht aber auch theilweise der angestrebte Eigenwinkel, mögen wohl die Ursache sein, dass Seitenwurzeln sich in einiger Entfernung von der Hauptwurzel steiler abwärts wenden. Analoges Verhalten wird auch an Aesten nicht selten gefunden (vgl. Dutrochet, l. c., p. 102), an denen übrigens die Verminderung des statischen Moments gegen die Astspitze hin ein mitwirkender Factor ist.

2) Recherch. anatom. et physiolog. 1824, p. 101.

3) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1874, Bd. 1, p. 598, u. 1879, Bd. 2, p. 217.

4) Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1876, Bd. 23, p. 56. Van Tieghem nennt diese Substratrichtung Somatotropismus.

5) Sachs, l. c., 1879, Bd. 2, p. 224.

§ 74. Dass die Gleichgewichtslage und somit auch die Ri
gungen im Allgemeinen sich als Resultante aus verschiedenen Facto
ist in II, § 61 hervorgehoben, in welchem auch die am häufigst
ragender Weise eingreifenden Factoren namhaft gemacht sind. I
dieser Stelle und in den folgenden Paragraphen das Allgemeine
sammenwirken der maassgebenden Umstände mitgetheilt, und e
nicht die Aufgabe sein, alle die besonderen Combinationen zu belei
concreten Fällen vorliegen. Uebrigens sind in dieser Hinsicht au
spiele behandelt und in Folgendem sollen noch einige andere dei
vorkommenden Verhältnisse beleuchtet werden. Diese sind freili
sämmtlich in zufriedenstellender Weise in die maassgebenden Fact
dert und insbesondere bleibt es, wie schon in § 61 und 62 gezeigt
giotrope Pflanzentheile vielfach unbestimmt, ob diesen ein Transv
pismus oder Transversalgeotropismus zukommt, oder ob sie v
heliotropischen oder geotropischen Eigenschaften nach vollkommene
streben, jedoch diese, der Mitwirkung anderer Factoren halber, nic
Die mit dem dorsiventralen Bau verknüpften Besonderheiten fand
schon im Eingang dieses Kapitels eine allgemeine Behandlung.

Unter den gewöhnlich in der Natur gebotenen Verhältnissen p
wegungsvermögen auszureichen, um die Pflanzentheile in eine ihre
entsprechende günstige Lage zu bringen, die auch oft nach sehr v
Ablenkung erreicht wird. Zur Herstellung einer zweckentsprec
eines Organes, z. B. eines Blattes, wirken nicht selten einige Pflan
sammen und öfters spielen Torsionen eine Rolle, die entweder du
oder durch äussere Ursachen veranlasst werden. In letzterem I
äussere Ursachen, entweder indem sie durch Wachsthumsvorgän
Erzielung von Drehungen nöthigen Antagonismus der Gewebe
oder die nächste Veranlassung zu Torsionen ist in dem von Gewi

durch Geotropismus bedingt, der also jedenfalls nicht ausreicht, um an den plagiotropen Seitenachsen eine lothrechte Stellung zu erzielen. Die radiär gebauten Seitenwurzeln, deren Richtungsbewegungen in II, § 62 und 73 näher beleuchtet wurden, nehmen schon ohne Mitwirkung äusserer oder von Dorsiventralität abhängiger Factoren, vermöge ihrer geotropischen Reactionsfähigkeit, eine gegen die Verticale geneigte Lage ein. Gleiches mag wohl auch theilweise für oberirdische Seitenäste zutreffen, deren endliche Stellung wesentlich mitbedingt wird durch die mit der häufigen Dorsiventralität zusammenhängenden Eigenschaften, die der Aufwärtsbewegung entgegenwirkende Belastung und mehr oder weniger durch heliotropische oder wohl auch photonastische Wirkungen.

Aufrecht abstehende Zweige besitzen zwar vielfach positiv heliotropische Eigenschaften [1], doch scheint zumeist die geotropische Empfindlichkeit für ihre Normalstellung entscheidend zu sein, da in diese die aufwärts oder abwärts gebogenen Zweige verschiedener Laubhölzer und Nadelhölzer auch im Dunkeln zurückkehrten [2]. Die Wirkung der Belastung gibt sich darin kund, dass Aeste, insbesondere nicht allzu tragfähige, sich sogleich mit dem Entlauben, und zwar zuweilen in erheblichem Grade, steiler aufrichten und die fortwachsenden Theile nunmehr zumeist eine der Verticalen mehr genäherte Stellung einhalten, weil ein geringeres statisches Moment der bezüglichen Krümmungsbewegung entgegenwirkt [3].

Mit Eliminirung der Wirkung des Geotropismus und der Belastung führen die nun in ihre Eigenrichtung (Eigenwinkel) sich begebenden Zweige eine Bewegung aus, die mit Bezug auf die relative Verlängerung der antagonistischen Flanken epinastisch oder hyponastisch ausfallen kann. Ersteres wird der Fall sein, wenn in Folge des überwiegenden negativen Geotropismus, welcher Seitenästen der Regel nach zukommt, der (aufwärts geöffnete) Grenzwinkel dieser Achsen kleiner als der Eigenwinkel war, während im anderen Falle, wenn also der negative Geotropismus durch die Leistung der Belastung übertroffen wurde, Hyponastie zur Geltung kommen muss. In diesem Sinne sind plagiotrope Aeste sowohl hyponastisch als epinastisch nach den Experimenten von de Vries [4], in welchen einmal Aeste in horizontaler Lage der Längsachse und der Medianebene beobachtet und ferner vergleichend die Krümmungsbewegungen studirt wurden, die an horizontal gelegten Objecten (die Medianebene vertical) eintraten, wenn die Oberseite oder die Unterseite zenithwärts gewandt war. Während so an epinastischen Zweigen bei normaler Lage negativer Geotropismus und Epinastie sich entgegenarbeiten, unterstützen sich beide bei inverser Lage, und aus dem Vergleich der in beiden Fällen erzielten Bewegungen lässt sich erschliessen, ob ein Object epinastische oder hyponastische Eigenschaften besitzt. Dabei bleibt zunächst noch unbestimmt, ob in der von äusseren Verhältnissen unabhängigen Gleichgewichtslage der Zweig gerade ist oder durch Epinastie, resp.

1) De Vries, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 271.

2) Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 22 u. 27.

3) De Vries, l. c., p. 233 u. 272.

4) L. c., p. 268. Epinastisch sind die Aeste von Tilia parvifolia, Pyrus malus, Philadelphus Gordonianus; hyponastisch: Corylus avellana, Picea nigra, Prunus avium, Ulmus campestris u. a.

e Krümmung annimmt. Auch ist noch nicht näher unter
…otropische Empfindlichkeit der Seitenäste höherer Ord
…ise wie in den Wurzeln (II, p. 299) abnimmt.

Die …llungsänderung, welche Aeste im Laufe ihrer Entwick
…en, … theilweise wohl auf Modification der relativen Wachsth
keit, … an jugendlichen orthotropen Sprossen oft derart ist, dass N
krümmungen zu Stande kommen. Das ist vielfach an den aus dem B
vorbrechenden Stengeltheilen der Keimpflanzen der Fall [1]), und auc
dem sind viele Sprossspitzen, wie die von Corylus, Ampelopsis, Vi
überhängend. Nach Wiesner [2]) sollen diese Krümmungen freilich
positiven Heliotropismus und des mit der Beugung erzielten statisch
mungsmomentes sein. So wenig zu zweifeln, dass diese Factoren e
in concreten Fällen vielleicht die entscheidende Rolle mitspielen, so
wohl, wie in Keimpflanzen, autonome Epinastie in anderen Fällen m
oder wesentlich bestimmend sein.

Gewiss wird unter Umständen auch das Gewicht von Sprossspitze
Herabkrümmung entscheidend werden, und es ist nicht zu zweifeln,
schweren Früchten und Blüthenständen [3]) dieser Umstand wesentlich
wie solches auch von de Vries [4]) für die Blüthenstiele von Clematis,
erwiesen wurde. Die Ursache für diese Nutation der Blüthenstiele
immer dieselbe und so wird es auch mit den hängenden Aesten de
bäume sein. In der That scheinen nach den Beobachtungen Vöchti
Aeste gewisser Trauerbäume nur wenig geotropisch zu sein, und ebe
halb, etwa ähnlich wie die Mistel, in ihrer Ursprungsrichtung weiter
sen [6]), während in anderen den negativ geotropischen Bestrebungen d
Gewicht der Aeste das Gleichgewicht gehalten werden dürfte. Uebr
die nur sehr geringe negativ geotropische Eigenschaft an der Hängese
daraus zu entnehmen, dass die fortwachsenden Zweigspitzen, an de
wirksame statische Moment nur gering ist, kein besonderes Bestreben
wärtskrümmung zeigen, wie es u. a. an dem herabhängenden Ste
Hopfens und der Bohne der Fall ist.

Ausläufer und andere schief aufsteigende Pflanzenstengel scheinen
gehends mehr oder weniger negativ geotropisch zu sein [7]) und insb

---

1) Sachs (Lehrbuch, III. Aufl., p. 759) fand, dass diese Nutationskrümmungen
Elimination von Geotropismus und Heliotropismus zu Stande kommen. Vgl. fer
Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 403, wo auch die Nutations
der Keimwurzel beschrieben ist. Weiteres über die Nutationskrümmung an Keimpfl
ihre Bedeutung bei Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 72, 229,
G. Haberlandt (Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 772) hängt die Nu
Keimpflanzen von Helianthus vom Gewicht der Samenlappen ab.

2) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 28. Hier ist auch ander
teratur citirt.

3) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1868, p. 63.

4) L. c., p. 229. 5) Bot. Ztg. 1880, p. 393.

6) Hierauf weist schon Frank l. c., p. 64 hin. Hofmeister (Jahrb. f. wiss.
Bd. 3, p. 107) spricht das Herabhängen nur als Erfolg des durch das Gewicht bedi
ges an. Vgl. auch Wiesner, l. c., p. 29.

7) Nach Beobachtungen von Frank, Die natürl. wagerechte Richtung 1870, p
de Vries, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 234.

durch Lichtwirkung oder ihr Gewicht in schiefer Lage gehalten zu werden, in der auch die Ausläufer von Fragaria elatior, Potentilla reptans, Convolvulus arvensis, Lysimachia nummularia u. a. trotz der von de Vries festgestellten Hyponastie verharren. Der erhebliche Einfluss des Lichtes auf die Richtung solcher plagiotropen Stengel ergibt sich aus Frank's Beobachtungen, dass die sonst schief oder horizontal gerichteten Stengel von Polygonum aviculare, Atriplex latifolia sich im Dunkeln vertical stellen [1]) und auch schon an schattigen Standorten derartige Stengel eine mehr aufgerichtete Stellung als an sonnigen Standorten einnehmen [2]). Andrerseits dürfte nach de Vries [3]) das Gewicht ein für die Wachsthumsrichtung des Ausläufers von Fragaria wesentlich entscheidender Factor sein.

Durch Lichtwirkung, aber erst in intensiver Beleuchtung, kommt, wie früher mitgetheilt (II, p. 302), ein Wegwenden mancher Stengeltheile vom Lichte zu Wege, das indess vielleicht durch Zusammenwirken von negativem Heliotropismus und Photonastie erreicht wird. In dieser Hinsicht ist gleichfalls schon (II, p. 302) die derzeitige Sachlage gekennzeichnet und darauf hingewiesen, dass es sich um ähnliche Verhältnisse handeln mag, wie bei den plagiotropen Epheusprossen, denen Dorsiventralität, freilich nur vergängliche, durch Licht inducirt wird. Diesen Sprossen schliessen sich die Richtungsverhältnisse der gleichfalls labil dorsiventralen Farnprothallien, der stabil dorsiventralen Thallome von Marchantia u. s. w. an. Auch die Ausläufer der plagiotropen oberirdischen Sprosse von Convallaria multiflora u. s. w. mögen wohl labil dorsiventral sein, und für diese, wie für die anderen genannten Pflanzen, dürften dieselben Factoren, natürlich in quantitativ ungleichem Verhältniss, als Richtungsursachen in Betracht kommen. Was gerade Photonastie und Heliotropismus leisten, ist noch nicht genügend zu trennen, wenn wir aber die einseitige Lichtwirkung in ihrem Gesammterfolg ins Auge fassen, so würde gewiss bei Ausschluss des Geotropismus und überhaupt anderer, auf die Stellung influirender äusserer Factoren eine gegenüber der Lichtrichtung plagiotrope und bei einer bestimmten Lichtintensität gegen die Lichtstrahlen senkrechte Stellung der oben genannten Pflanzen zu erhalten sein. Mit Rücksicht auf die Stellung dürfen wir demgemäss von einem Transversalheliotropismus sprechen, in dem nicht nothwendig jedesmal eine photonastische Wirkung bemerkenswerth betheiligt sein muss, denn auch in Transversalgeotropismus gewisser Rhizome spielt Dorsiventralität keine Rolle mit (vgl. II, p. 298, 336).

Unter normalen Vegetationsbedingungen sind die ausläuferartigen Sprosse, die Stengel von Epheu, Farnprothallien, Thalluslappen von Marchantia mit der Oberseite gegen das Licht gewandt, also so gestellt, dass die auf ihnen errichtete Normale mit der Lichtrichtung zusammenfällt oder einen grösseren oder kleineren Winkel damit bildet. Diese Stellung aber ist mit der Lichtintensität selbst veränderlich und Sprosse von Epheu, Polygonum aviculare u. s. w., die bei intensiver Beleuchtung einem horizontalen Substrate angepresst sind, stehen in schattigen Standorten in mehr oder weniger schief aufsteigender Lage. Ebenso gibt es specifische Unterschiede und in einer Beleuchtung, in welcher die Thalluslappen vom Marchantia schon ziemlich steil aufgerichtet waren, befanden sich plagiotrope Epheusprosse noch in horizontaler Stellung [4]).

1) Frank, l. c. 2) Frank, Bot. Ztg. 1873, p. 36. 3) L. c., p. 234.
4) Sachs, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 242.

Nimmt man als Thatsache hin, dass bei ungehinderter Bewegung die genannten plagiotropen Pflanzentheile eine gegen die Lichtstrahlen geneigte Lage annehmen, so sind die Verhältnisse nicht schwer zu verstehen, die dann uns entgegentreten, wenn die Bewegungen durch Anpressen an Widerlagen gehemmt werden. Ein Epheuspross presst sich u. a. naturgemäss gegen eine Mauer, an die er weiterhin mit Haftwurzeln befestigt wird. Erreichen dann die fortwachsenden Sprossspitzen die Kante der Mauer, so krümmen sie sich, um auf der horizontalen Fläche weiter zu wachsen und in horizontaler Richtung (d. h. dem Grenzwinkel entsprechend) über die Mauer hinaus sich in die freie Luft zu verlängern, bis das eigene Gewicht die Sprosse abwärts zieht[1]. Analog verhält sich ein Thalluslappen von Marchantia, der, etwa auf einer dem Licht zugewandten Verticalfläche eines Torfwürfels cultivirt, diesem angeschmiegt bleibt, bis der vertical aufwärts wachsende Scheitel über die obere Kante hinausgelangt und nun, frei in die Luft wachsend, eine gegen die Lichtstrahlen annähernd senkrechte Stellung annimmt. Eine solche erreicht auch ein an derselben Verticalfläche des Torfwürfels mit dem Scheitel abwärts wachsender Thalluslappen, der demgemäss mit dem über die obere Kante hinausgewachsenen Theil gleichgerichtet und also der verticalen Torffläche nicht angepresst ist. Solche entgegengesetzt wachsende Thalluslappen liefert eine Brutknospe, deren beide opponirten Vegetationspunkte sich entwickeln, und wenn man beachtet, dass beide Lappen bei ungehinderter Bewegung unter demselben Winkel gegen die Lichtrichtung, also in eine Ebene sich stellen würden, ergiebt sich als nothwendig das obige Resultat für eine Pflanze, die, mit den Scheitelpunkten aufwärts und abwärts gewandt, auf der beleuchteten Verticalfläche eines Torfwürfels cultivirt wird[2].

Auffallende und nicht selten mit Torsionen verknüpfte Bewegungen führen die aus ihrer Normalstellung gebrachten Blätter aus, durch welche diese, sofern die Bewegungsfähigkeit ausreicht, im Allgemeinen wieder in die einzige, für dorsiventrale Organe mögliche Gleichgewichtslage zurückgeführt werden. In dieser pflegt die Blattoberseite dem Licht zugewandt zu sein, und zwar geht nach Wiesner[3]) das Streben dahin, die Blattfläche senkrecht auf das stärkste zerstreute Licht zu stellen. Uebrigens gibt es in dieser Hinsicht Ausnahmen, wie u. a. evident die ihre Oberfläche in eine verticale Ebene stellenden Blätter mancher Pflanzen und die nach allen Raumrichtungen orientirten Blätter der Mistel lehren. Die zur Wiedererlangung der Gleichgewichtslage ausgeführten mannigfachen Bewegungsvorgänge können hier unmöglich näher beleuchtet werden, vielmehr müssen wir uns darauf beschränken, die in den meisten Fällen maassgebenden Verhältnisse in den Hauptzügen zu characterisiren. Mittheilungen über die Gestaltung der Bewegungen unter verschiedenen äusseren Bedingungen sind insbesondere in den Schriften Bonnet's[4]), Frank's[5]), de Vries'[6]), Wiesner's[7]) zu finden.

---

1) Sachs, l. c., p. 260. — Thatsächliche Angaben über andere Pflanzen finden sich in Frank's citirten Schriften. 2) Weiteres bei Sachs, l. c., p. 231.
3) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 41.
4) Unters. über d. Nutzen d. Blätter 1762, p. 45.
5) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870.
6) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 223.
7) Die heliotropischen Erscheinungen 1880, II, p. 39.

Die Bewegungen der Blätter werden mit oder ohne Mitwirkung von Stengeltheilen, sei es in der Lamina, im Blattstiel oder in beiden gleichzeitig ausgeführt. Mit dem Wachsen erlischt die Bewegungsfähigkeit, die in den Gelenken von Phaseolus u. s. w. sich noch fernerhin erhält. Manche Blätter, wie die von Dracophyllum, Arten von Erica, sind selbst kaum zu Bewegungen befähigt, und in ihrer Stellung gegen das Licht wesentlich von Krümmungen der Stengeltheile abhängig[1]. Einleuchtend ist auch, dass positiv heliotropische Krümmungen der Stengel bei der Ueberführung der Blätter in eine günstige Lichtlage mitwirken, und von den diesem Zwecke dienstbaren Torsionen in Internodien wird weiterhin noch geredet werden. Plagiotrope und dorsiventrale Zweige verhalten sich übrigens hinsichtlich ihrer Bewegungen ähnlich wie Blätter oder Thallome, und ohne besondere Lageänderungen der einzelnen Blätter führen u. a. die Stengel von Selaginella oder Jungermannia Bewegungen aus, durch welche sie selbst und zugleich die Blätter in die Gleichgewichtslage zurückgebracht werden. Bei entsprechender Ablenkung aus dieser kommen nicht selten Torsionen der Blätter, Thallome oder bilateralen Zweige zu Wege, die also durch äussere Ursachen veranlasst werden. Vielleicht kommen aber die Torsionen der Blätter von Allium ursinum[2] und Alströmeria[3], deren morphologische Unterseite in ihrer Ausbildung der Oberseite anderer Blätter entspricht, ohne äussere Veranlassung zur Wege.

Für die Stellung des einzelnen Blattes sind also dieselben Factoren bestimmend, wie für die dorsiventralen Thallome und Zweige. Der von den Blättern angestrebte Eigenwinkel ist mit der photonastischen Wirkung in geringerem oder auch sehr ansehnlichem Grade, wie es scheint durchgehends in der Art veränderlich, dass die Blätter im Dunkeln steiler aufgerichtet sind (vgl. II, p. 265). Auch werden die Blätter aus der Knospenlage in ihre endliche Stellung durch Epinastie geführt, welcher indess der durchgehends negative Geotropismus entgegenwirkt, während der vom Gewicht herrührende Zug eine mit der epinastischen gleichsinnige Bewegung erstrebt. Da die photonastischen und heliotropischen Wirkungen noch nicht genügend auseinandergehalten sind, so ist, wie früher bemerkt (II, p. 291, 304), zweifelhaft, ob negativer Heliotropismus beim Wegwenden der Blätter vom Licht betheiligt ist. Bei einseitiger Beleuchtung der Unterseite führen übrigens alle Blätter positiv heliotropische Bewegungen aus[4].

Aus den genannten Verhältnissen erklärt sich auch, dass an den im Dunkeln oder bei schwacher Beleuchtung erzogenen Pflanzen die Blätter öfters steiler aufgerichtet stehen[5]. Im Licht geht übrigens bei manchen Pflanzen die Abwärtsbewegung der Wurzelblätter so weit, dass dieselben dem Boden fest an-

1) Frank, l. c., p. 49.

2) Frank, l. c., p. 46, fand, dass diese Blätter auch im Dunkeln tordiren.

3) Treviranus, Physiologie 1835, Bd. 1, p. 537; de Vries, l. c., p. 242.

4) Näheres de Vries, l. c., p. 249, u. Flora 1873, p. 313; Wiesner, l. c., p. 58. — In den Blättern sind nach den Beobachtungen von de Vries Blattrippen und Mesophyll nicht in gleichem Maasse activ, vielmehr scheinen die Blattrippen in höherem Grade epinastisch und negativ geotropisch zu sein. Es ist dieses aus den Spannungen und den Experimenten mit den isolirten Theilen gefolgert, doch ist nicht bestimmt, ob nicht auch das Isoliren einen Einfluss auf die Reactionsfähigkeit ausübt.

5) Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 46.

gepresst werden und, weil sie in ihrer Bewegung gehemmt waren, sich an den ausgegrabenen Pflanzen sogleich noch weiter zurückkrümmen [1].

Der ungleichen Qualität von Ober- und Unterseite halber finden sich dorsiventrale Organe durchaus nur in einer Lage im Gleichgewicht, und Bewegungen werden demgemäss auch dann verursacht, wenn ein Blatt oder der Thallus von Marchantia um seine Längsachse gedreht wird, während der Winkel zwischen dieser und der Verticalen unverändert bleibt. Unter Erwägung dieses Umstandes und der erwähnten maassgebenden Factoren sind in der That die Bewegungen verständlich, welche nach modificirter Beeinflussung durch äussere Agentien eintreten, wenn auch nicht gerade immer die maassgebenden Factoren im Einzelnen genau ermittelt sind. Ohne näher auf concrete Fälle einzugehen, müssen wir uns begnügen, auf einige unter bestimmten Bedingungen eintretende Bewegungen hinzuweisen, wobei wir uns an Blätter halten, die sich an einem unbeweglich gehaltenen Stengel befinden.

Wird eine im Dunkeln gehaltene Pflanze, z. B. Helianthus, Chenopodium auf den Kopf gestellt, so senken sich wohl die Blätter zunächst ein wenig, dann aber erfolgt unter Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus eine aufsteigende Bewegung, die, falls Torsionen unterbleiben, die Blattspitze so lange in verticaler Ebene fortbewegt, bis die Blattfläche, soweit sie nicht selbst der gekrümmt bleibenden Zone angehört, in die frühere Lage annähernd zurückgekehrt ist [2]. — Lässt man eine stärkere Beleuchtuug auf die Unterseite der in normaler Vertikalstellung verbleibenden Pflanzen wirken, so bewegen sich die Blätter in Folge heliotropischer Wirkung, also unter Ueberwindung des negativen Geotropismus, abwärts und gelangen auf diese Weise gleichfalls in eine für sie günstige Lichtlage.

Schon nach der Umkehrung erfolgen öfters, an manchen Pflanzen sehr leicht, Torsionen der Blätter, die sehr gewöhnlich auch an der horizontal gestellten und im Dunkeln gehaltenen Pflanze eintreten. Ein Blatt, dessen Medianebene horizontal gestellt wurde, wird jetzt senkrecht zu dieser Ebene eine Erhebung in Folge des negativen Geotropismus anstreben, während zugleich die Aufhebung der bisherigen geotropischen Wirkung eine epinastische Bewegung veranlasst. Als Resultante dieser Factoren schlägt das Blatt eine schief aufsteigende, nach rückwärts gerichtete Bewegung ein, beschreibt übrigens, verschiedener Umstände halber, eine complicirte Raumcurve. Mit dieser Bewegung vergrössert sich der Winkel zwischen den bezüglichen Tangenten der Lamina und des Blattstiels (resp. des basalen Theils der Lamina), und hiermit steigt das Torsionsmoment, welches die Blattspitze durch eine Drehung im Blattstiel abwärts zu bewegen strebt. Damit nähert sich die Medianebene der Verticalen, und negativer Geotropismus führt nun die Blattlamina wieder in ihre Normalstellung zurück.

In der That ist in manchen Fällen jenes Torsionsmoment für die fragliche, die Blätter in ihre Normalstellung zurückführende Bewegung entscheidend.

---

1) Z. B. bei Pinguicula nach Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 341.

2) Dass Centrifugalkraft hierbei wie Schwerkraft wirkt, constatirte Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 313.

Denn als de Vries[1]) Blättern von Rubus idaeus, Staphylea pinnata, Helianthus tuberosus die Lamina nahm, krümmten sich die mit der Medianebene horizontal gestellten Blattstiele ohne Torsion rückwärts, eine Drehung und Senkung trat aber ein, als durch Einstechen einer mit Siegellack beschwerten Stecknadel in den Blattstiel von Helianthus tuberosus ein Torsionsmoment erzielt wurde, das in demselben Sinne wie die rückwärts gekrümmte Blattlamina wirkte. Analoges ist auch an Bohnenblättern zu beobachten, in deren Gelenken nach Entfernung der Lamina die Torsion unterbleibt, während dieselbe Bewegung, wie am unverletzten Blatt, erzielt wird, wenn an Stelle des weggeschnittenen Blattes ein etwa gleich schweres Papierblatt auf den stehen gebliebenen Stumpf der Lamina geklebt wird[2]). Mit Entfernung dieses Papierblattes wird die Torsion wieder ausgeglichen, weil die Bewegungen in den Gelenken ohne Wachsthum vermittelt werden. Analoge Verhältnisse treten auch ein, wenn einseitiges, senkrecht gegen die Medianebene gerichtetes Licht das Blatt trifft. Denn indem sich dieses in der Horizontalebene positiv heliotropisch krümmt, wird ein Torsionsmoment erzielt, das mit Senkung der Blattspitze die Blattoberfläche wieder dem Lichte zuwendet.

Da solche Torsionen bei Plantago major, Chenopodium album[3]) u. a. Pflanzen auch an den unter Wasser befindlichen Pflanzen, trotz des geringeren specifischen Gewichtes der Blätter, zu Stande kommen, so können obige Factoren nicht für alle Fälle ausreichen. Eine Torsionsursache durch active Wachsthumsthätigkeit wird aber immer hergestellt, sobald das Verlängerungsstreben in einem flachen Bande von einer zur anderen Kante in einem anderen als arithmetischen Verhältniss abnimmt[4]). Diese Bedingung dürfte wohl gewöhnlich realisirt sein, wenn Licht und Schwerkraft in einer zur Medianebene senkrechten Richtung wirken und eine dem entsprechende Krümmung zu erzielen streben, die freilich in manchen Fällen auch zu einer sichelförmigen Krümmung des Blattes führt[5]). Ob diese bisher vernachlässigte Ursache zur Erklärung der activen Drehbewegungen ausreicht, wird die empirische Prüfung zu entscheiden haben. Da aber positiven Falles in der Organisation und Reactionsfähigkeit bilateraler Pflanzentheile begründet ist, dass diese, auch ohne Mitwirkung anderer äusserer Agentien, ihre Blattoberseite dem Licht zuwenden, würde es, eben mit Rücksicht auf den thatsächlichen Erfolg, erlaubt sein, von einem Transversalheliotropismus (oder -Geotropismus) der Blätter (resp. der

1) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 266. Entsprechende Resultate wurden auch erzielt, als bei Mangel des Blattstiels der obere Theil der Lamina entfernt wurde.

2) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, p. 150.

3) Frank, Bot. Ztg. 1873, p. 55. Solche Beobachtungen machte auch schon Bonnet (Unters. über den Nutzen der Blätter 1762, p. 61). Ueber den Einfluss der Wasserbedeckung bei Wasserpflanzen vgl. II, p. 159.

4) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 417.

5) Trotz ihres nicht kreisförmigen Querschnitts bewegen sich nach Darwin (Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 397) die ersten Blätter der Keimpflanzen von Phalaris canariensis immer geradlinig gegen das Licht, gleichviel in welchem Winkel dieses gegen die Medianebene des Blattes gerichtet ist. Dagegen ist nach Wiesner (Die undulirende Nutation der Internodien 1878, p. 7, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 77, Abth. 1) die heliotropische Bewegung nutirender epicotyler Stengelglieder eine complicirte Raumcurve, wenn die Lichtstrahlen senkrecht gegen die Nutationsebene gerichtet sind.

Thallome) zu reden[1]. Welche Erklärung nun auch für die einzelnen
wegungsvorgänge zu geben sein mag, jedenfalls unterliegt, wie schon B
bemerkte, die Richtung der noch bewegungsfähigen Blätter mit der tägl
Veränderung des Einfallswinkels des Lichtes gewissen Variationen[2].

Die trotz mehrreihiger Blattstellung an horizontalen oder schief aufste
den Aesten vieler Pflanzen zweizeilige Anordnung der Blätter kommt entw
durch Torsion der Internodien oder ohne solche durch entsprechende Bewe
gen der einzelnen Blätter zu Wege, die sämmtlich in derselben Lage g
Licht und Schwerkraft sich im Gleichgewicht befinden. Letzteres ist u. a
Fall bei Vinca, Lysimachia nummularia, Acer, Aesculus, Fraxinus, Cy
laburnum, Taxus u. a. Coniferen. Drehungen in den Internodien finden
besonders häufig bei decussirter Blattstellung, so z. B. bei Deutzia, Philadel
Lonicera, kommen jedoch auch bei zerstreutständigen Blättern vor, z. B
Spiraea hypericifolia, Kerria japonica[3]. Bei solchen Pflanzen zeigen di
Internodium herablaufenden Rinnen direct die Torsion an, durch welche be
cussirter Blattstellung jedes Blattpaar um 90 Grad an horizontalen Aesten ge
wird, da immer nur ein Internodium in Torsion begriffen zu sein pflegt
diese vollendet ist, ehe in einem jüngeren Internodium die Drehung beginnt.
gewaltsamer Ablenkung aus der Gleichgewichtslage sind übrigens die Zw
so lange sie wachsthumsfähig, zu erneuten Torsionen befähigt.

Nach den von de Vries mit Philadelphus hirsutus, Deutzia crenata, Rh
typus kerrioides ausgeführten Experimenten ist die Torsion eine Folge des
dem Blattgewicht abhängigen mechanischen Drehungsmomentes, das erst
horizontaler Lage der Blätter zu wirken aufhört. Denn nun halten sich die
tischen Momente der opponirten Blätter das Gleichgewicht, während deren
Schwerkraft, Licht u. s. w. abhängigen Wendungen zuvor der Regel nach
oberen Blatt die Oberhand verschaffen. Nach Entfernung des unteren Bla
kam demgemäss, wie de Vries fand, die Drehung des Internodiums zu Sta
während dieselbe unterblieb, wenn das zenithwärts gewandte Blatt wegge
men war. Da die Drehungen auch im Dunklen vor sich gehen[4], reichen s
die, ohne Zuthun des Lichtes ausgeführten Blattbewegungen zur Herste
eines geeigneten Torsionsmoments aus, doch kommen für Erreichung dieser
Beleuchtung gewiss auch heliotropische Blattbewegungen in Betracht[5]. Ue
gens mögen wohl durch Licht oder Schwerkraft in den Internodien verursa
Wachsthumsursachen in manchen Fällen eine gewisse oder auch hervorrage
Rolle in der Torsion mitspielen, wie dieses offenbar in den dorsiventr
Sprossen von Selaginella, auch wohl in den durch Induction erst dorsive

---

1) In diesem Sinne kann man Darwin (l. c., p. 374) beistimmen, der einen Trans
heliotropismus der Blätter für wahrscheinlich hält.

2) Wie schon bemerkt, sind Mittheilungen über besondere Bewegungsvorgänge
citirten Schriften von Bonnet, Frank, Wiesner, Darwin zu finden. — Nur hinweisen w
hier auf die erst empirisch zu begründende Angabe, dass bei Silphium laciniatum die j
grundständigen Blätter nach Nord und Süd sich richten sollen. Meehan, Bot. Jahresb.
p. 561. Wohl auf dieselbe Pflanze bezieht sich die gleichlautende Angabe in Flora 1847,

3) Frank, Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 11 u.
Vries, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. 1, p. 272; Wiesner, Die heliotrop
scheinungen 1880, II, p. 52.

4) Frank, l. c., p. 40, 56, 64. 5) Vgl. Wiesner, l. c., p. 53.

gewordenen Zweigen von Hedera helix der Fall ist [1]. Ebenso kann die Drehungsursache nicht vom Blattgewicht herrühren an aufrecht wachsenden Sprossen von Urtica dioica, die bei einseitiger Beleuchtung eine Torsion in den Internodien ausführen [2].

Durch eine Drehung in den ersten Internodien wird an den Seitenzweigen von Tilia, Carpinus, Ulmus die Horizontalstellung der Blätter erzielt, welche zwar schon in der Knospe zweizeilig angeordnet, jedoch so orientirt waren, dass der Medianschnitt vertical stand [3]. Die Torsionsursachen dieser aus inneren Ursachen dorsiventralen Zweige, sowie der durch Induction dorsiventral werdenden Zweige von Coniferen u. s. w. sind noch nicht näher untersucht [4]. Bekannt ist nur, dass, wie Frank [5] fand, solche Wendungen auch im Dunkeln stattfinden, und nach de Vries [6] unterblieb die Torsion an Aesten von Ulmus campestris und Celtis australis, denen die Blätter genommen waren.

Kapitel VIII.

Locomotorische Bewegungen.

Abschnitt I. **Freie Ortsbewegungen vegetabilischer Organismen.**

§ 75. Den freien Ortsbewegungen animalischer Organismen entsprechende active Locomotionen sind unter den mit dem Substrate nicht verwachsenen Entwicklungsstadien kryptogamischer Gewächse immerhin ziemlich verbreitet. So führen Oscillarien, Diatomeen, Desmidiaceen, Bacterien, Volvocineen, Pandarineen, Myxomyceten während ihres Lebens autonome Ortsbewegungen aus, die ferner den eben dieserhalb Schwärmzellen genannten geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen allgemein zukommen. In den Samenfäden treten uns auch bei den höchst entwickelten Kryptogamen Schwärmzellen entgegen, und Schwärmzellen dienen vielfach den im Wasser lebenden Algen und Pilzen (doch auch gewissen Landformen), als Mittel ungeschlechtlicher Fortpflanzung.

Die im Wasser lebenden Organismen schwimmen entweder frei durch dieses Medium (Schwimmbewegungen) oder gleiten auf einem festen Substrate

1) So würden die übrigens nicht immer zutreffenden Einwände Frank's (Bot. Ztg. 1873, p. 21) sich erledigen.

2) Göbel, Bot. Ztg. 1880, p. 843.

3) Frank, l. c., p. 9 u. 31; Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl., p. 211.

4) Vgl. II, p. 166. Das hinsichtlich der Induction von Bilateralität Bekannte ist an dieser Stelle mitgetheilt.

5) L. c., p. 64. 6) L. c., p. 272.

fort, das für die ausserhalb des Wassers lebenden Organismen als Stützpunkt ihrer activen Locomotionen nothwendig ist. Im Näheren kann man hiernach Gleitbewegungen und amöboide Kriechbewegungen unterscheiden. Letztere werden in typischer Weise von den Plasmodien der Myxomyceten ausgeführt, während in den Gleitbewegungen ohne amöboide Formänderungen des Körpers Diatomeen, Oscillarien, auch wohl Desmidiaceen an dem Substrate fortgleiten. Uebrigens lassen sich Schwimmbewegungen, Gleitbewegungen und amöboide Kriechbewegungen, wie aus Folgendem näher hervorgehen wird, nicht scharf trennen, und einleuchtend ist ja ohne Weiteres, dass bei Adhäsion an eine Unterlage eine Schwimmbewegung nöthigenfalls zu einer Gleitbewegung führen kann. Die Schwimmbewegungen werden namentlich durch Wimperbewegungen herbeigeführt, kommen ohne solche indess bei manchen Spaltpilzen, Oscillarien, vielleicht auch Diatomeen zu Stande. Die bewegenden Kräfte in den Gleitbewegungen sind noch nicht zweifellos sichergestellt. Die amöboiden Bewegungen bewerkstelligen zugleich das Fortkriechen der Plasmodien von Myxomyceten, doch gibt es auch Schwimmbewegungen von Schwärmern u. s. w., in denen die gleichzeitig thätigen amöboiden Formänderungen wenigstens nicht die hauptsächlichste Bewegungsursache sind.

Zu Schwimmbewegungen und Gleitbewegungen sind auch mit Zellhaut umkleidete Pflanzen befähigt, während amöboide locomotorische Kriechbewegungen für die in starre Zellhaut eingeschlossenen Protoplasmaorganismen unmöglich sind. Da nun der Protoplasmakörper, auch der höherer Pflanzen, innerhalb des von der Zellhaut umkleideten Raumes bis zu einem gewissen Grade amöboide Bewegungen ausführt, würden freie Ortsbewegungen vermittelst dieser im Pflanzenreich sicher weit zahlreicher auftreten, wenn nackte Protoplasmaorganismen häufiger zu einem Leben ausserhalb Zellhautkammer bestimmt wären. Innerhalb dieser vollziehen sich, wie in allen Protoplasmaorganismen, langsamer oder schneller strömende oder gestaltändernde Bewegungen, und im Verein mit diesen sollen auch die locomotorischen Kriechbewegungen der Myxomyceten erst weiterhin behandelt werden.

Wir halten uns hier allein an die den animalischen Eigenbewegungen entsprechenden Locomotionen, die man active Ortsbewegungen gegenüber den mannigfachen passiven Ortsbewegungen von Pflanzen und Pflanzentheilen nennen kann, welche letztere übrigens für die Pflanze gleichfalls biologisch bedeutungsvoll sein können. Zu solchen passiven Ortsbewegungen zählt u. a. das Fortschleudern von Samen, Sporen, die Fortbewegung durch Wasser und Wind, das Einbohren von Früchten u. s. w. und die mannigfachen, zur Aussaat [illegible] von Fortpflanzungsorganen dienenden Vorgänge[1].

Die passive Fortbewegung in Wasser wird theils durch Strömungen dieses, theils [illegible] das spezifische Gewicht der Pflanzen veranlasst. Denn wenn turgescente Zellen [illegible] gehends in Wasser untersinken, so wird doch durch Ansammeln von Luft ein geringeres spezifisches Gewicht erreicht, und bekannt ist, wie auf den Boden gesunkene Samen [illegible] vegetative Fortpflanzungsorgane mit der Ausbildung der Intercellularen die sich entwickelnden Pflanzen auf die Oberfläche des Wassers führen[2]. Das trifft ferner für Algen [illegible] u. s. w. zu, an denen Luftblasen als hebende Ballons adhäriren[3]. Doch können [illegible]

1 Einiges ist in dieser Hinsicht II, § 63 angeführt. Vgl. Hildebrand, Verbreitungsmittel d. Pflanzen 1873.

2 Ueber das Vorkommen der luftführenden Intercellularen vgl. I, § 18.

3 [illegible] Ueber die Bewegung kleinster Körperchen. Sitzungsb. d. Münchener [illegible] 1879 [illegible]

Schwärmzellen[1], Samen von Sagittaria sagittaefolia[2] u. s. w., trotz höheren spezifischen Gewichts, auf Wasser schwimmen, wenn dieses nicht adhärirt, indem an der Contactfläche ein capillarer Auftrieb zu Stande kommt.

Zu diesen passiven Bewegungen zählt ferner die Molecularbewegung in Wasser befindlicher winziger Körper und das Schweben von Sonnenstäubchen und anderen kleinen Partikeln in der Luft, worüber Näheres bei Nägeli (Ueber Bewegung kleinster Körperchen, l. c.) nachzusehen ist.

Ortsbewegungen vermittelst schwingender Cilien.

§ 76. Bei Existenz von schwingenden Wimpern wird durch diese, wie es heint, die ganze, die Schwärmsporen forttreibende Bewegungskraft gewonnen, ch ist damit nicht ausgeschlossen, dass vielleicht daneben in anderen Fällen eitere Bewegungsursachen thätig sind, deren cilienlose Organismen für ihre comotion ohnehin bedürfen[3].

Die in geringerer oder grösserer Zahl vorhandenen Wimpern bedecken entede den ganzen Körper oder finden sich nur an bestimmter Stelle. Letzteres gewöhnlich der Fall an Schwärmsporen, an denen ein, zwei oder auch, wie i Oedogonium, ein Kranz von Wimpern vorhanden sind, die hier, wie auch e in Zweizahl bei andern sexuellen und asexuellen Schwärmsporen vorhannen Cilien, von dem hyalinen Fleck, dem Keimfleck, entspringen, resp. um esen gestellt sind. Bei den Samenfäden geht das meist schmälere Vorderende 1 oder 2 Wimpern über, die, wenn sie zahlreich werden, wie bei den Samenden der Farnkräuter, die Windungen des schraubenförmigen Spermatozoids kleiden können. Allseitig gleichmässig bedeckt mit Wimpern sind dagegen e freilich aus einer gewissen Zahl von Individuen componirten Colonien von lvox, Pandorina u. s. w. und die Schwärmsporen von Vaucheria[4]. Diese lonien, und ebenso die Schwärmsporen, erfahren in der Bewegung im Allgeeinen keine Formänderungen, während die einwimperigen Schwärmer von xomyceten[5] zugleich amöboide Bewegungen und vielleicht auch manche menfäden gewisse gestaltliche Aenderungen ausführen[6].

Allgemein scheint die fortschreitende Bewegung der mit Cilien, übrigens ch einiger der ohne Cilien bewegten Organismen mit einer Achsendrehung rknüpft zu sein. In den Schwärmzellen und Samenfäden geht durchgehends

---

1) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 105; Nägeli u. Schwendener, Mioskop 1877, II. Aufl., p. 377. — Ueber das eigenthümliche Kriechen der Schwärmer von romophyton Rosanoffii auf der Wasserfläche vgl. Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. 630.

2) Hildebrand, l. c., p. 77.

3) Einige Oscillarien besitzen Wimpern, die aber unbeweglich sind. Nägeli, Beiträge r wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 91.

4) Näheres bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 28, u. in der dort citirten Literatur; sserdem vielfache Angaben in der neuern Lit. über Algen. Hinsichtlich des Baues der hwärmsporen von Vaucheria vgl. Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1880, p. 88.

5) De Bary, Die Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 81; Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 63, Bd. 3, p. 419.

6) So ist es nach Hofmeister (l. c., p. 33) bei den Samenfäden von Equisetum, nach hn (Die Entwicklungsgeschichte d. Gattung Volvox 1875, p. 20, Festschrift) bei den Spertozoiden von Volvox. Doch dürften nach Nägeli (Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, ft 2, p. 97) die Fäden selbst sich während der Bewegung relativ starr verhalten.

das die Cilien tragende Ende voran[1]), doch wird die einzige Wim Schwärmer von Chytridium vorax[2]) nachgeschleift. Der Kugelgestal fehlt in den Colonien von Volvox und Pandorina[3]) eine bestimmte Län die indess ausgesprochen ist in der Gestaltung der Schwärmzellen v cheria[4]), welche sich in Richtung dieser Hauptachse bewegen. Das Fo geschieht, sofern nicht Hindernisse entgegentreten, ziemlich gleichm geraden oder in gekrümmten Bahnen, während zugleich die Schwä eine gerade, resp. einfach gekrümmte Curve oder auch eine Schrau beschreibt. Dabei dreht sich die Schwärmzelle zugleich um ihre eig um eine ideale Achse, die gegen die Hauptachse parallel oder geneigt tet ist[5]).

Stösst eine Schwärmspore gegen eine Glasplatte oder eine andere lage, so dauert, trotz der Hemmung der fortschreitenden Bewegung Drehung um die Achse fort, und zwar verharrt nach Nägeli die um eine Achse rotirende Schwärmspore auf einem Punkt[6]), während der um ein trische Achse sich bewegende Schwärmer entsprechende Kreise an d platte beschreibt. Uebrigens weichen nicht selten die Schwärmsporen rend zugleich ihre Drehungsrichtung in die entgegengesetzte überge wenig von der Glasplatte zurück, um bald wieder unter Wiederannäh früheren Drehrichtung in der zuvorigen Weise gegen die Glasplatte zu ste Während des Vorrückens ist die Drehung bei den einen Arten rechts, anderen links gerichtet und ändert sich der Regel nach an den frei s menden Objecten nicht, doch wurde eine solche Umkehrung in einiger von Nägeli beobachtet. In den Colonien von Volvocineen scheint übrig Drehungsrichtung während des gleichsinnigen Fortrückens häufiger setzen[8]).

Mögen nun auch die Ursachen für Drehung und Fortbewegung irgen Zusammenhang haben, so stehen doch beide nicht in unmittelbarer Abh keit. Denn bei gehemmter Fortbewegung schreitet die Drehung fort un schnellen Drehung muss durchaus nicht eine schnellere Fortbewegung e chen. Ferner beobachtete Nägeli (l. c. p. 101) an den in der Nähe des gläschens sich fortschiebenden Schwärmzellen ohne Achsendrehung ein dings langsame Fortbewegung.

---

1) Nägeli, l. c., p. 96.

2) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p.

3) Stephanosphaera scheint hingegen nach Cohn (Zeitschrift f. wiss. Zoologie 185 p. 84) in Richtung der durch die Stellung der gestreckten Einzelindividuen markirten achse sich zu bewegen.

4) Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 89.

5) Nägeli, l. c., p. 96. Wesentlich gleich verhält es sich mit den Samenfäden, p. 97.

6) Dahin gehören auch die Schwärmer von Vaucheria, vgl. Strasburger, l. c., p Vgl. ferner Hofmeister, l. c., p. 30.

7) Vgl. Nägeli, l. c.; ferner Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 20; Zeitschrift Bot. 1844, Heft 1, p. 176.

8) Cohn, Zeitschrift f. wiss. Zool. 1853, Bd. 4, p. 85; Nägeli, l. c., p. 97. Die I er Drehungsrichtung ist oft recht schwierig und wohl zum guten Theil nicht bei Nägeli (l. c., p. 98) ausgeführt.

Als sich activ bewegende und die Bewegung verursachende Organe [1]) wer-
en die Wimpern dadurch gekennzeichnet, dass sie fortschwingen, wenn auch
ie Schwärmspore selbst festgeklemmt ist, dass ferner nur der bewimperte
heil sich bewegt, wenn beim Ausschwärmen ein Zerreissen der Schwärm-
poren in zwei Stücke erreicht wird, unter diesen Umständen aber beide Theil-
ilften an der ringsum mit Wimpern besetzten Schwärmspore von Vaucheria
rtfahren sich zu bewegen [2]). Auch werden nach Strasburger [3]) die Schwärmer
ewegungslos, falls es gelingt, durch heftiges Schütteln in Wasser die Cilien der
chwärmsporen abzustossen, und die im Ganzen lebhaftere Bewegung kleinerer
chwärmer [4]) mag sich aus der im Verhältniss zum motorischen Apparat gerin-
eren Körpermasse erklären. Durch die Bewegung allein werden die Schwärm-
llen schwebend in ruhigem Wasser gehalten, während sie als specifisch
hwerere Körper mit dem Tode sich zu Boden senken [5]). Bei den als Fortpflan-
ngsorgane functionirenden Schwärmzellen hat im Allgemeinen die Bewe-
ngszeit eine beschränkte Dauer, ja bei Vaucheria sericea kamen die Schwärmer
hon $^1/_2$ bis $1^1/_2$ Minuten nach dem Ausschwärmen zur Ruhe [6]), doch können
e Schwärmer anderer Pflanzen mehr als einen Tag beweglich bleiben.

Die Schnelligkeit des Fortrückens ist absolut gering. Als schnellste ge-
essene Bewegung wird von Hofmeister [7]) die der Schwärmer von Aethalium
pticum mit 0,7 bis 0,9 mm per Secunde angeführt, während in gleicher Zeit
e Colonien von Gonium pectorale 0,046 mm zurücklegten. Würde nun auch
n Schwärmer von Aethalium im günstigsten Falle 18 Minuten zur Zurück-
gung eines Weges von 1 Meter gebrauchen, so ist dieses im Verhältniss zur
örpergrösse eine immerhin sehr ansehnliche Schnelligkeit. Denn der von
nem solchen Schwärmer durchmessene Weg beträgt in der Secunde jedenfalls
ehr als das 3fache des Körperdurchmessers, während in gleicher Zeit ein
ensch im Schritt ungefähr die Hälfte seiner Länge, die Erde $^1/_{420}$ ihres Durch-
essers zurückgelegt [8]). Die Bewegungsschnelligkeit der wimperlosen Orga-
smen scheint im Allgemeinen geringer als die flinker Schwärmer zu sein. In
ersuchen von Nägeli [9]) brauchten u. a. die frei liegenden Fäden von Phormi-
um vulgare (Oscillarieae) bei 26° C. für eine Wegstrecke von 0,01 mm 10 Se-
nden, die in der Scheide befindlichen Fäden 30—190 Secunden.

Wie im Näheren durch die Wimperbewegung die forttreibende Kraft gewonnen wird,
ist fraglich, und so muss es auch unentschieden bleiben, ob mit dieser zugleich ein Tor-

1) Diese Auffassung vertrat schon Unger, Die Pflanze im Momente d. Thierwerdung 1843,
93. Gegen die einstige Anschauung Nägeli's (Gattungen einzelliger Algen 1849, p. 22), die
impern seien nur passiv in Bewegung gesetzt, wurden Beweisgründe von C. Th. v. Siebold
eitschrift f. wiss. Zool. 1849, I, p. 287) zu Felde geführt.

2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 29, u. die hier citirte Literatur.

3) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 6.

4) Strasburger, l. c., p. 18 u. 42.

5) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 102 u. 105.

6) Walz, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 132. — Anderweitige Lit. in den aus-
rdem citirten Schriften.

7) L. c., p. 30. 8) Vgl. Nägeli, l. c., p. 14.

9) L. c., p. 14. Für Beggiatoa Angaben bei Cohn, M. Schultze, Archiv f. mikrosk. Ana-
mie 1867, III, p. 52. — Weitere Angaben bei Hofmeister u. in einzelnen der hier citirten
hriften.

..moment gegeben ist, das freilich in den ohne Wimpern sich drehenden Organismen andere Weise zu Stande kommt. Nach Hofmeister[1] sollen die Wimpern der Samen- n Chara hispida sich zu einer Schraubenlinie zusammenziehen, die dann, ähn- bei einer Schlingpflanze, allmählich steiler wird, bis endlich die Torsion der n wieder ausgeglichen ist. Voraussichtlich kommen, so gut wie bei animalischen Or- smen[2]) pendelartige, peitschenartige und trichterförmige Bewegungen der Geiseln be- ..nt sind, auch an den Cilien vegetabilischer Organismen verschiedene Bewegungsformen und vielleicht schliesst sich die Bewegung der kurzen Flimmern an den Schwärmspo- von Vaucheria der peitschenförmigen Flimmerbewegung an, die im Wesentlichen nach von Ruderschlägen die forttreibende Kraft gewinnt. Diese ist im Verhältniss zur Kör- ..rmasse relativ sehr ansehnlich, doch fehlen in dieser Hinsicht und über die Schnelligkeit ..er Wimperbewegung Messungen an vegetabilischen Objecten[3]. Auch ist unbekannt, ob ..ie Wimpern isochron schwingen.

Die Cilien selbst sind immer, nöthigenfalls durch eine Zellhaut hervorgestreckte Fort- sätze des Protoplasmakörpers, in welchen sie auch bei Schwärmsporen u. s. w. endlich wieder eingezogen werden. Augenscheinlich sin.. die Cilien aus einer relativ resistenten Masse gebildet, in der die bezüglichen Bewegungen wohl durch analoge Vorgänge wie im Protoplasma erzeugt werden. Ob es sich hierbei, wie naheliegend, um einen Wechsel der Imbibitionskraft in den bezüglichen Micellen handelt, bedarf noch der näheren Aufhellung. Auch ist zu ermitteln, ob die zu diesen aut.. n Schwingungen führenden auslösenden inneren Anstösse in den Cilien selbst ihren .. aben oder von dem übrigen Körper des Organismus ausgehen. Uebrigens kennzeichnen die freilich in einem viel langsameren Tempo pulsirenden Vacuolen einen im Körper mancher Schwärmzellen sich abspielenden andern periodischen Vorgang.

Ortsbewegungen ohne schwingende Cilien.

§ 77. Die Diatomeen, Oscillarieen und die sich diesen gestaltlich an- schliessenden chlorophyllfreien Spaltpilzformen (Spirulina, Spirillum, Vibrio u. s. w.) führen hin und her gehende Bewegungen aus, in denen sie gewöhn- lich eine gewisse Zeit parallel der Hauptachse fortrücken, um dann eine rück- gängige Bewegung einzuschlagen, in der das entgegengesetzte Ende voraus- geht. Sehr gewöhnlich gleiten dabei diese Organismen an der Oberfläche von festen Körpern, doch können die Oscillarieen[4]) auch frei schwimmen und nach Pfitzer[5]) vermögen dieses, entgegen anderen Behauptungen, auch Diatomeen.

Die Oscillarieen führen während der Bewegungen Drehungen um ihre Längsachse aus, welche die eigentliche Ursache der Bewegungen nicht sein können, da es auch gerade gestreckte und geradlinig sich fortbewegende

---

1) Pflanzenzelle 1867, p. 28. — Nach v. Flotow (vgl. Cohn, Nov. Acta Academ. Caesar. Leopold. 1850, Bd. 14, Abth. 2, p. 740) erzeugt eine jede Wimper ihren eigenen Wasserwirbel.

2) Vgl. Engelmann, in Handbuch d. Physiologie v. Hermann 1879, Bd. 1, p. 386.

3) Für animalische Organismen vgl. Engelmann, l. c., p. 387 u. 392.

4) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 90. Nach Cohn (Schulze's Archiv f. vergl. Anat. 1867, Bd. III, p. 48) sollen die Oscillarien nur kriechende Bewegungen ausführen, und diese Voraussetzung ist wohl der Grund, dass Engelmann (Bot. Ztg. 1879, p. 56) die Bewegungen der frei schwimmenden Spirillen und Vibrionen als wesentlich verschieden von den Bewegungen der Diatomeen ansieht. — Aeltere Lit. über die seit Adanson (1767) bekannten Bewegungen der Oscillarien bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 563; Mohl, Vegetabil. Zelle 1851, p. 136.

5) Unters. über d. Bau u. d. Entwicklung d. Bacillariaceae (Hanstein, Botan. Abhandl. Bd. I) 1871, p. 176. M. Schultze (Archiv f. mikrosk. Anat. 1865, Bd. 1, p. 385) konnte ihr Schwimmen nicht beobachten. Vgl. ferner Nägeli, Gattungen einzelliger Algen 1849, p.

Arten gibt. In den schraubig gewundenen Arten mag immerhin die Drehung bei der Fortschiebung mitwirken, und irgend ein Zusammenhang zwischen Bewegungsursache und Rotation um die Achse dürfte bestehen, da letztere gleichfalls umsetzt, wenn die Organismen eine rückgängige Bewegung einschlagen. Doch scheint auch wieder ein bestimmtes Verhältniss zwischen Geschwindigkeit der Drehung und fortschreitender Bewegung nicht zu existiren [1].

Während der freien Bewegung bleibt nach Nägeli (l. c.) der Körper der Oscillarieen relativ starr, doch werden zuckende und schnellende Bewegungen beim Kriechen auf einer Unterlage erzielt, indem die vermöge der Adhäsion erzeugten Spannungen plötzlich ausgeglichen werden [2]. Auf diese Vorgänge und auf Täuschungen dürften theilweise die Angaben von hin und her schlagenden Bewegungen der Oscillarieen zurückzuführen sein [3], indess ist die Möglichkeit autonomer krümmender Bewegungen um so weniger ausgeschlossen, als z. B. Fäden von Zygnemaceae solche in ausgezeichneter Weise besitzen (vgl. II, p. 193). Nennenswerthe Krümmungsbewegungen können jedenfalls nicht den mit verkieselten Panzern versehenen Diatomeen zukommen.

In wie weit die Achsendrehungen der Oscillarieen beim Kriechen auf einer Unterlage fortdauern, ist nicht näher untersucht; anderseits ist auch unbekannt, ob wie den an einem Substrat hinkriechenden Diatomeen, so auch frei schwimmenden Diatomeen Achsendrehungen abgehen [4]. Während der Gleitbewegungen liegen die Diatomeen mit einer Längsseite ganz oder nur theilweise dem Substrat an und können sich gelegentlich so aufrichten, dass nur eine Ecke noch an der Unterlage haftet [5]. Nach M. Schultze [6] u. A. gleiten die bekanntlich zweischaligen Diatomeen immer auf der Hauptseite, doch fand Borsčow (l. c.) auch manche Arten, die ebensowohl auf der Nebenseite (d. h. auf der Fugenseite, auf welcher die Schalendeckel übereinandergreifen) lagen und bei denen auch auf dieser Carminpartikel adhärirten und fortbewegt wurden.

Die Adhäsion fester Partikel an der Oberfläche von Oscillarieen und Diatomeen setzt jedenfalls eine klebrige Oberfläche voraus, vermöge der auch das Festhaften dieser Organismen am Substrat erreicht wird. Siebold [7] und M. Schultze [8] constatirten, dass die adhärirenden Partikel von Carmin oder Indigo an der freien Oberfläche der genannten Pflanzen langsam, meist bis zu dem einen Ende fortgeschoben wurden, um dann nach kurzer Pause wieder eine rückgängige Bewegung zu beginnen. An verschiedenen Diatomeen sah M. Schultze Carminpartikel immer nur auf der Hauptseite adhäriren und fortbewegt werden, und beobachtete nie, dass die Partikel am Ende ihrer Bahn um die Kante

---

1) Nägeli, l. c., p. 90 ff.; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 421.

2) Vgl. über solche Bewegungen II, § 42 u. 60.

3) Vgl. Lit. bei Mohl, Vegetabil. Zelle 1851, p. 136, u. Cohn, l. c.; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 320.

4) Uebrigens führen Cylindrotheca u. Nitzschiella nach Borsčow (Die Süsswasser-Bacillarieen des südwestlichen Russlands 1873, p. 35) Drehungen um die Achse während der Gleitbewegungen aus.

5) Max Schultze, Archiv f. mikrosk. Anat. 1865, Bd. I, p. 385.

6) L. c., p. 385; Pfitzer, l. c., p. 178.

7) Zeitschrift f. wiss. Zool. 1849, Heft 1, p. 284. Einige dahin zielende Beobachtungen hatte auch schon Ehrenberg gemacht.

8) L. c., p. 386.

herum auf die opponirte Hauptseite wanderten. Die Bewegungsthätigkeit muss auf beiden Seiten nicht übereinstimmend sein, denn wiederholt fand Schultze, dass die Körnchenbewegung auf beiden Seiten gerade entgegengesetzt gerichtet war. Das klebrige Material der Oscillarieen bleibt augenscheinlich an den fremden Gegenständen theilweise haften, da M. Schultze (l. c. p. 399) in reichlich mit Indigopartikeln versetztem Wasser den Weg dieser Organismen durch eine aus Farbstoffpartikeln zusammengekittete Röhre gekennzeichnet fand. Auch wurde zuweilen ein von den Diatomeen abgelöster Körper noch einige Zeit von den sich fortbewegenden Organismen nachgeschleppt.

Aus obigen Beobachtungen folgt jedenfalls, dass eine bewegende Kraft, welche an der Oberfläche der Diatomeen und Oscillarieen Körnchen zu verschieben vermag, die Ursache der Fortschiebung dieser Organismen auf einer festen Unterlage wird. Diese Bewegungskraft muss zudem relativ ansehnlich sein, da nach M. Schultze (l. c. p. 388) an der Oberfläche von Diatomeen Körnchen fortbewegt werden, die dem Augenschein nach das Gewicht dieser Organismen übertreffen. Indess ist aus diesen Erfahrungen allein noch nicht zu entnehmen, ob die Bewegung durch eine active Thätigkeit in dieser klebrigen Schicht erzielt wird, oder ob diese nur die Adhäsion der Körperchen vermittelt, welche durch irgend eine andere Kraft, etwa durch einen aus dem Innern des Organismus hervorgetriebenen Wasserstrom, in Bewegung gesetzt werden. Diese möglicherweise nur passive Betheiligung der klebrigen Schicht hat M. Schultze[1] nicht genügend ins Auge gefasst, der aus der Schale der Diatomeen Protoplasmafäden hervortreten lässt, welche, etwa wie Flimmerepithel oder Pseudopodien der Rhizopoden, die Fortbewegung vermitteln. Das immerhin mögliche Hervortreten feiner Protoplasmafäden hat bis dahin nicht direct demonstrirt werden können, und Engelmann's Experimente, der Erfolg mechanischer (elektrischer) und chemischer Eingriffe, lehren nur die Existenz einer stofflich verschiedenen Schicht an der Oberfläche von Oscillarieen kennen, charakterisiren dieselbe aber durchaus nicht als Protoplasma. An den Oscillarieen kommt übrigens gallertige Umhüllung durch Zellhautmetamorphose nachweislich zu Stande[2].

Anderseits gibt es aber keine entscheidenden Beweise für die Annahme Nägeli's[3], Siebold's (l. c.), Dippel's[4], Borscow's (l. c.), nach welcher die Bewegungskraft durch diosmotische Prozesse, also jedenfalls durch eine Wasserbewegung gewonnen wird. Auch [illegible] für diese Annahme nicht zwingend die Beobachtungen Mereschkowsky's[5], die eben [illegible] zeigen, dass Spaltpilze in dem umgebenden Wasser in einer von der angestrebten Bewegungsrichtung abhängigen Weise bewegt werden, indess unentschieden lassen, [illegible] Wasserströme die primäre Ursache der Bewegung sind. Die Möglichkeit, dass einseitig hervorgetriebenes Wasser — und solche Hervortreibungen kommen ja vor — Bewegung erzielt, ist immerhin zuzugeben. — Bemerkt sei noch, dass nach M. Schultze (l. c. p. [illegible]) die Lebhaftigkeit der Protoplasmaströmungen im Inneren der Diatomeen für die Ortsbewegungen dieser nicht entscheidend ist.

Das lange bekannte strahlenförmige Auseinanderweichen der auf feuchtem Substrat befindlichen Oscillarieen[6] ist eine Folge davon, dass der nach Aussen zielenden Bewegung [illegible] Widerstände als der nach Innen gerichteten Bewegung entgegen stehen. [illegible] erzielte Anstossen scheint ausserdem nach Nägeli[7] einen die Umwendung [illegible] Einfluss zu haben. — In einer ähnlichen Weise wird auch das Ausein[illegible]

1) l. c. p. 394. Dieser Ansicht haben sich angeschlossen Pfitzer (l. c.) und [illegible] [illegible] Z. 1879, p. 54.

2) [illegible] einige Oscillarieen inactive Wimpern besitzen, ist Bd. II, p. 361 erwähnt.

3) [illegible] einzelliger Algen 1849, p. 20.

4) [illegible] zur Kenntniss der in den Soolwassern von Kreuznach lebenden Diatomeen [illegible]

5) [illegible] Z. [illegible], p. 529.

6) [illegible] Vorgänge bei Diatomeen vgl. M. Schultze, l. c., p. 396.

7) [illegible] zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 91.

strahlen der Fäden von Spirogyra erreicht, wenn eine zusammenhängende Masse dieser in eine flache Wasserschüssel gebracht wird[1].

Den Desmidiaceen fehlen vielleicht freie Schwimmbewegungen nicht[2]. Diese Organismen haften mit erheblicher Kraft an der Unterlage, da erst starke Wasserbewegung Closterien abzureissen vermochte[3], adhäriren übrigens häufig nur mit einer Kante oder Spitze an dem Substrate. Bei Closterium moniliferum wechselt aus autonomen Ursachen die dem Substrate aufsitzende Spitze, und unter dem Einfluss des Lichtes bewegt sich hierdurch dieser längliche Organismus in ähnlicher Weise dem Lichte zu, wie ein Stab, der so fortgeschleudert wird, dass er abwechselnd bald auf diese, bald auf jene Spitze zu stehen kommt und mit jedem Ueberschlagen um seine Körperlänge fortrückt. Zugleich wird in geringem Maasse dieses Closterium dem Lichte genähert, indem die Zelle auf ihrem jeweiligen Stützpunkt langsam gegen das Licht hin fortgleitet[4]. An anderen Desmidiacen wurden von Stahl solche Ueberschlagungsbewegungen nicht beobachtet.

Einfluss des Lichtes.

§ 78. Bei einseitiger Beleuchtung bewegen sich sehr viele der hier behandelten Organismen dem Lichte zu oder wandern von demselben hinweg, und zwar reagiren die sensiblen Objecte durchgehends derart, dass sie nach einem schwachen Licht hinsteuern, bei einer specifisch verschiedenen, theilweise erst bei sehr hoher Lichtintensität, die umgekehrte, das Licht fliehende Bewegung beginnen. Indem wir nun diese Lichtstellung als Phototaxis bezeichnen, soll die Ansammlung an der Lichtseite positive, die entgegengesetzte Gruppirung negative Phototaxis genannt werden.

Wie diese Bewegungen, sind auch die nächsten Ursachen der bezüglichen phototactischen Bewegungen nicht übereinstimmend. In den mit Cilien bewegten Organismen wird durch die Lichtstrahlen eine letzteren parallele Stellung der Hauptachse erzielt, und da in Richtung dieser die Schwärmzellen fortsteuern, ist mit der Orientirung der Achse eine Bewegung in Richtung der Lichtstrahlen gesichert und zugleich der negative oder positive Sinn dieser Bewegung bestimmt, je nachdem vermöge des Lichtreizes der Keimfleck, resp. der in Bewegung vorausgehende Theil der Objecte dem Lichte zugewandt oder abgewandt wurde.

Eine bestimmte Stellung veranlasst ferner die Lichtrichtung in Closterium moniliferum, Pleurotaenium, Micrasterias Rota und wohl auch anderen Desmidiaceen[5]. Bei mässiger Beleuchtung steht die Hauptachse parallel zur Licht-

---

1) Hofmeister, Jahreshefte d. Vereins f. Naturkunde in Württemberg 1874, Jahrg. 30, p. 211.

2) Vgl. die Beobachtungen von Stahl, nach denen (Bot. Ztg. 1880, p. 399) Closterium bei mässiger Beleuchtung auf die Oberfläche des Wassers steigt und im Sonnenlicht sich auf den Boden des Gefässes begibt.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 397. Diatomeen vermögen selbst in der durch mässige Wasserfälle erzielten Bewegung sich noch an Steinen festzuhalten.

4) Stahl, l. c., p. 394, u. Verhandlg. d. phys.-med. Ges. in Würzburg 1879, Bd. 14.

5) Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 392. Auch schon Verhandlg. d. phys.-med. Ges. in Würz-

… wird dieselbe bei Closterium und … entwinklige Lage gebracht, und wenn … nicht sicher beobachtete, dürfte … zu suchen sein. Da nun Closterium … horizontalen Unterlage fortgleitet, wenn … Licht gestellt ist, und zwar … von demselben hinweg sich bewegt … nicht parallele Bewegung thätig, … eine durch die Adhäsion ermöglichte … der Achse thätigen Bewegungsthätigkeit … p. 367 erwähnte Ueberschlagen … anderen erwähnten Desmidiaceen, lichtwärts …

… wandernden Diatomeen sind verschieden … Organismen durch den Lichtreiz eine nach der … Bewegungsthätigkeit veranlasst werden, da unter … um ebensoviel vorwärts als rückwärts … deren Achsenrichtung während … noch nicht näher untersucht ist. Ueber… und nachweislich die Diatomeen, gemäss … Analog führen auch die Plasmodien der … positiv oder negativ phototactische … bestehendes Verhältniss zwischen Lichtintensität … Bewegungsrichtung kommt verbreitet den … Protoplasmakörper höherer und niederer …

… der Achse der Schwärmsporen ausreicht … Organismen zu bestimmen, muss u. a. … Eingriffe sich strahlig nach allen Seiten … werden, dass die Bewegungsthätigkeit … einer hierzu senkrechten Richtung … Bewegungsverhältnissen angemessen … durch welche derselbe Zweck … gehende Wanderung der Organismen … sie günstigen Licht entgegengeführt, … Licht aber entzogen werden. Letztere …

… und Cosmarium reagiren zwar auch auf Licht … bestimmte Orientirung der Hauptachse … sich nach A. Braun (Verjüngungen …

… Jahresb. d. Schles. Gesellschaft f. vaterl. … p. 100.

… Memoires, Brüssel 1837, p. 340, und nach diesem …

… wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 27.

… Vgl. II, § 82 u. 83. Auch ist hier mitgetheilt, wie eine bestimmte Orientirung … lorophyllkörner gegen die Lichtrichtung erreicht wird.

geschieht um so sicherer bei Diatomeen, Desmidiaceen, Plasmodien, wenn ihnen Gelegenheit gegeben ist, sich in den Schlamm, resp. in ein anderes Substrat hineinzuarbeiten, aus dem bei günstigem Licht diese Organismen wieder hervorgelockt werden.

Zweckdienlich sind auch die heliotropischen Krümmungsbewegungen, welche die Glieder festsitzender Pflanzen in eine bestimmte Stellung gegenüber der Richtung des Lichtes bringen, und in der That schliessen sich diesen zunächst die phototactischen Bewegungen von Schwärmzellen und Desmidiaceen an. Bei locomotorischer Bewegungsfähigkeit wird hier ohne Krümmung des Körpers die nöthige Wendung vollführt, und zugleich kann eine, bei festgewurzelten Pflanzen natürlich ausgeschlossene, fortschreitende Ortsbewegung eintreten. Eine solche ist für die phototactische Achsenrichtung keine Bedingung, denn diese erreichen auch die an fortschreitender Bewegung gehemmten Schwärmzellen und Desmidiaceen, und die Neigung eines mit einer Spitze festsitzenden Closteriums gegen das Licht würde einer heliotropischen Bewegung besser entsprechen, wenn die Bewegung nicht allein an der Anheftungsstelle vollzogen würde. Möglich, dass bei Fixirung der Basis junge Closterien sich thatsächlich heliotropisch krümmen, und zweifellos wird es gelingen, unter den Algen solche zu finden, die Bewegungen sowohl unter Krümmung des Körpers, als in der wie ein Charnier wirkenden Anheftungsstelle vollziehen können. Doch muss bei Closterien natürlich nicht in der Anheftungsstelle die activ bewegende Kraft liegen.

Um die für die Richtungsverhältnisse maassgebenden Reizwirkungen des Lichtes zu verfolgen, muss nothwendig die Gesammtheit der heliotropischen und phototactischen Bewegungen in gleichem Maasse berücksichtigt werden. Letztere sind sogar besonders lehrreich, weil sie als ganz verbreitete Erscheinung einen von der Lichtintensität abhängigen Wechsel der Bewegung, resp. der Achsenrichtung zeigen, während analoge Beziehungen in den heliotropischen Bewegungen seltener evident ausgebildet sind, doch nicht fehlen, da die Schläuche von Vaucheria mit steigender Helligkeit aus ihrer den Lichtstrahlen parallelen in eine zu diesen senkrechte Stellung sich krümmen (vgl. II, p. 303) und wenigstens häufiger in den Entwicklungsstadien negativer Heliotropismus auf positiven Heliotropismus folgt (II, § 69). Mit dem Entwicklungsgang ist auch die Lichtstimmung der frei beweglichen Organismen veränderlich[1]), und durch periodische Oscillationen der Sensibilität kann sogar bei Constanz äusserer Bedingungen erreicht werden, dass abwechselnd eine negative oder positive Bewegung eintritt.

Da Schwärmzellen sich positiv oder negativ, je nach der Lichtintensität bewegen, müsste bei einer specifischen mittleren Intensität der einseitigen Beleuchtung ein Indifferentismus eintreten, wenn nicht die Sensibilität dieser Organismen stetigen periodischen Wallungen unterworfen wäre. Thatsächlich stellen sich bei solcher mittlerer Lichtintensität die Schwärmer derselben Art theils positiv, theils negativ phototactisch, weil die Empfindlichkeit individuell verschieden ist, zugleich aber spricht sich der periodische Wechsel der Licht-

1) Vgl. hierüber Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 38.

stimmung darin aus, dass trotz constanter äusserer Bedingungen Schwä[illegible]
vom positiven zum negativen Rand des Wassertropfens eilen, und umg[illegible]
Dieser Wechsel der Sensibilität geht verschieden schnell, doch zum T[illegible]
schnell vor sich, da Strasburger manche Schwärmer von Ulothrix [illegible]
gleich nach ihrer Ankunft an dem beleuchteten Rand des Wassertro[illegible]
zuweilen vor Erreichung dieses umwenden sah, um darauf wieder bal[illegible]
positive Bewegung zu beginnen. Ferner schwankt nach Stahl[2]) die Se[illegible]
in Closterium moniliferum derart, dass in Intervallen von 6—35 Min[illegible]
die Spitze der jüngeren, bald die der älteren Hälfte dem Lichte zu[illegible]
wird, während die anderen beobachteten Desmidiaceen solche Wend[illegible]
180 Grad nicht ausführen und bei Pleurotaenium spec. nach Stahl, be[illegible]
curtum nach Braun[3]) die leicht kenntliche jüngere Hälfte lichtwärts gew[illegible]
Ein derartiger periodischer Uebergang des positiven in den negativ[illegible]
für heliotropische oder geotropische Bewegungen nicht bekannt. i[illegible]
wenigstens kann eine solche Umwendung im Entwicklungsgang eintre[illegible]
was zuvor positiv heliotropische Organe weiterhin negativ heliotropisch[illegible]
sind einige Beispiele bekannt, in denen unter Uebergang in einen bel[illegible]
Spross die Produkte der fortbildenden Thätigkeit der früheren Wurzel[illegible]
negativ geotropisches Gebilde liefern (II. p. 169).

Neben phototactischer Wirkung kann Licht, so gut wie neben [illegible] [illegible] Wirkung, noch andere, z. B. phototonischen Einfluss haben. [illegible] [illegible] Dunkelstarre für Schwärmzellen, Desmidiaceen u. s. w. nicht ge[illegible] kannt, doch setzt gesteigerte Lichtintensität endlich, wie dem Leben, [illegible] Bewegungsfähigkeit eine Grenze (II. § 96). Dem phototonischen Einf[illegible] [illegible] ist wohl auch, dass Oscillarieen im Dunkeln nach Famintzin[4]) langsam bewegen, während Beleuchtung auf die Bewegungsschnelli[illegible] Schwärmsporen nach Nägeli[5]) und Strasburger[6]) nur wenig Einfluss [illegible] [illegible] Beleuchtung [illegible] auf die Bewegungsdauer von Schwärmsp[illegible] [illegible] bedürfen überhaupt des Lichtes, um zur Ruhe zu kommen [illegible] [illegible] zu gehen. So fand Strasburger[7]) im Dunkeln die Schwärms[illegible] [illegible] noch nach 3 Tagen, von Haematococcus [illegible] [illegible] 3 Wochen in Bewegung, während die Festsetzung dieser [illegible] [illegible] Beleuchtung derart begünstigt wird, dass die Schwärmzellen [illegible] [illegible] [illegible] die vom Lichte abgewandte Seite des Wasser[illegible] [illegible] wenn durch gesteigerte Lichtintensität eine [illegible] [illegible] [illegible] wird.

1) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen [illegible]
2) [illegible] 1880, p. 396. 3) Verjüngung in d. Natur [illegible]
4) [illegible] 1867—68, Bd. 6, p. 31.
5) Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. [illegible] — [illegible] [illegible] Schwärmer vgl. II. p. 394.
6) [illegible] p. [illegible] Nach einigen Beobachtungen [illegible] [illegible] zur Bewegung. Dass die [illegible] [illegible] Schwärmer [illegible] [illegible] als die nicht phototactisch beeinflussten Schwärmer [illegible] [illegible] [illegible] aber verschiedenen Aussenbedingungen.
7) [illegible] p. [illegible] — Die [illegible] Schwärmer [illegible] [illegible] und die [illegible] Schwärmer von [illegible] [illegible] zur Ruhe.

Die Lichtstimmung, d. h. die Sensibilität der Schwärmsporen, ist von ver-
:hiedenen äusseren Umständen abhängig, offenbar auch von der während der
ntwicklung der Organismen gebotenen Helligkeit. Denn Strasburger[1] fand
ie Schwärmer im Allgemeinen auf um so höhere Lichtgrade gestimmt, je näher
em Fenster die Culturen gestanden hatten, so dass in schwächerer Beleuchtung
'zogene Schwärmer schon bei einer Lichtintensität sich negativ phototactisch
'wiesen, in der die in stärkerer Beleuchtung erzogenen sich positiv photo-
ctisch verhielten.

Ferner influirt die Temperatur auf die Lichtstimmung, die nach Stras-
urger[2] im Allgemeinen mit der Temperatur (so lange das Optimum dieser
icht erreicht ist) gesteigert wird, so dass mit Erhöhung der Wärme Schwärmer
›m negativen Rand nach dem positiven Tropfenrand getrieben werden können,
'enn keine zu sehr dominirende phototactische Wirkung im Spiel ist. Auch
:heinen die in niederer Temperatur erzogenen Schwärmer diesen äusseren
erhältnissen in der Art angepasst zu sein, dass ihnen schon bei geringeren
/ärmegraden eine gleiche Lichtstimmung zukommt, wie den in höherer Tem-
eratur erwachsenen Schwärmern. Weiter mag die Temperaturschwankung
s solche einen gewissen Einfluss haben, da z. B. die in positiv phototactischer
tellung gehaltenen Schwärmer bei plötzlichem Temperaturabfall vorüber-
ehend eine rückgängige Bewegung einschlugen[3].

Von anderweitigen Beeinflussungen sei noch erwähnt, dass nach Stras-
urger[4]) beschränkte Luftzufuhr eine höhere Lichtstimmung der Schwärm-
›oren erzielt.

Die Gruppirungen von Schwärmzellen unter dem Einflusse des Lichtes, die schon von Colomb (1791) und G. Olivi[5]) bemerkt und weiterhin von vielen Forschern[6]) beobachtet wurden, rührten wohl zumeist wesentlich von einer spezifischen Lichtwirkung her, doch wurde nicht näher der Erfolg von Wasserbewegungen beachtet, die indess in den Experimenten Stahl's und Strasburger's berücksichtigt sind, an welche wir uns demgemäss halten müssen. Dass in der That schon die geringe Erwärmung bei gewöhnlicher Beleuchtung Wasserbewegungen erzielen kann, welche zur bestimmten Gruppirung an sich unbeweglicher Körperchen ausreicht, hat Sachs[9]) gezeigt, indem er Oeltröpfchen in eine Mischung von Alkohol und Wasser brachte, deren spezifisches Gewicht von dem des Oels nur wenig differirte. Indess kommt nach Strasburger entgegen solchen schwachen Wasserströmungen die phototactische Gruppirung von Schwärmsporen sowohl in grösseren Wassermengen, als auch in dem in einer Feuchtkammer gehaltenen Wassertropfen zu Wege. Denn dass die phototactischen Bewegungen entscheidend sind, geht daraus hervor, dass die bezüglichen Gruppirungen todte Schwärmer nicht annehmen, gleichzeitig verschiedene Schwärmer in demselben Wassertropfen positive und negative Bewegungen ausführen und beigemischte, nicht lichtempfindliche Schwärmer von Saprolegnia sich unregelmässig in dem Tropfen vertheilen, während lichtempfindliche Schwärmer sich negativ oder positiv phototactisch gruppiren[10]).

Nach den sicher bekannten Thatsachen sind die meisten chlorophyllführenden Schwärmsporen, ebenso die Colonien von Volvocinieen u. s. w., natürlich in specifisch ungleichem

1) L. c., p. 39. 2) L. c., p. 56.
3) Strasburger, l. c., p. 59. 4) L. c., p. 66.
5) Usteri, Annal. d. Botanik 1793, Stück 6, p. 30. Hier ist Colomb citirt.
6) Die Literatur ist verzeichnet bei Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen, 1878.
7) Bot. Ztg. 1878, p. 715. 8) L. c. 9) Flora 1876, p. 241.
10) Strasburger, l. c., p. 6—8.

...nde, phototactisch, so die Schwärmsporen von Haematococcus lacustris, Ulothrix zonata, ...a enteromorpha, Bryopsis plumosa, Scytosiphon lomentarium[1]. Diese Phototaxis findet ... also sowohl bei Süsswasser- als Meeresalgen, ist indess nicht ausnahmslos, da sie den ...wärmsporen von Vaucheria[2] abgeht; ebenso nach Strasburger den kleinen gelblichen ...osporen von Bryopsis plumosa, nicht aber den grossen grünlichen Zoosporen dieser Pflanze, und nach Thuret würden auch die Schwärmer von Codium tomentosum und Ectocarpus-... kaum phototactisch sein. An den Chlorophyllgehalt ist die Lichtempfindlichkeit nicht ...ttet, denn die farblosen Schwärmer von Chytridium vorax und Polyphagus Euglenae[3] ... phototactisch, und offenbar nützt es diesen Parasiten, dass sie nach denselben Orten sich ...ch bewegen, nach denen die von ihnen befallenen Algen streben. Andere chlorophyllfreie Zoosporen, wie die von Saprolegnia sind nicht phototactisch und ein solches indifferentes Verhalten gegenüber einseitigem Licht scheint bei chlorophyllfreien Zoosporen, Monaden ... s. w. verbreiteter zu sein[4]. Hinwiederum sind nach Thuret[5] die Spermatozoiden der ...caceen, und nach Cohn[6] die von Sphaeroplea annulina phototactisch.

Alle diese Schwärmzellen dürften wohl, je nach der Intensität des Lichtes, positiv oder negativ phototactische Bewegungen ausführen. Die Schwärmer von Botrydium granulatum fand Strasburger (l. c. p. 26) allerdings immer nur am Lichtrand des Tropfens, doch mögen hier auf besonders hohe Lichtintensität gestimmte Individuen vorgelegen haben, da Stahl (l. c.) diese Schwärmer leicht zu negativ phototactischer Bewegung veranlassen konnte. Hiernach dürfte auch die nur positiv phototactische Bewegung zu beurtheilen sein, welche Strasburger (l. c., p. 26) an der zu den Flagellaten gehörigen Chilomonas curvata beobachtete.

Die phototactische Stellung der sensibleren Schwärmer kann in einem Wassertropfen schon in $1^1/_2$ bis 2 Minuten erreicht sein, doch lässt sich eine Nachwirkung auch an diesen erkennen[7].

Farbiges Licht. Die hauptsächlichste phototactische Wirkung kommt nach den Experimenten hinter farbigen Lösungen und im prismatischen Spectrum den stärker brechbaren Strahlen zu und fällt nach Strasburger[8] in die indigofarbige Zone des Spectrums. Es besteht also in dieser Hinsicht eine wesentliche Uebereinstimmung mit den heliotropischen Bewegungen (II § 70), doch konnte Strasburger durch die schwächer brechbare Spectralhälfte keine Effecte erzielen. Immerhin war in dieser minder brechbaren Spectralhälfte, hinter Lösung von Kalibichromat, eine zitternde Bewegung der Schwärmer von Haematococcus lacustris kenntlich, die hinter Rubinglas, durch welches nur Roth und Orange passirten, fehlte.

Hinsichtlich der Lichtwirkung sind hier, analog wie beim Heliotropismus, Sensibilität und die ausgelösten, zur Erlangung der entsprechenden Achsenrichtung dienenden Mittel zu unterscheiden. Ueber letztere ist noch nichts sicheres bekannt, und dass ausserdem auch noch ungewiss ist, in welcher Weise in Desmidiaceen, Diatomeen die Bewegungskraft gewonnen wird, ist schon früher mitgetheilt. Ebenso ist noch keine der die nächste Lichtwirkung betreffenden Fragen gelöst, und so muss es auch fraglich bleiben, ob vielleicht nur ein bestimmter Körpertheil, etwa der Keimfleck der Schwärmer, sensibel ist[9]. Wie beim Heliotropismus ist es noch unsicher, ob die sensiblen Organe durch einen Helligkeitsunterschied oder durch einen bestimmten Strahlengang im Körper gereizt werden. Diese

---

1) Strasburger, l. c., p. 9. — Nach Woronin (Bot. Ztg. 1880, p. 629) sind auch die mit einer Wimper versehenen Schwärmer von Chromophyton Rosanoffii phototactisch.

2) Thuret, Annal. d. scienc. naturell. 1850, III sér., Bd. 14, p. 246; Strasburger, l. c. p. 42. Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 148) bezeichnet die Zoosporen von Vaucheria clavata als lichtempfindlich.

3) Strasburger, l. c., p. 18.

4) Strasburger, l. c., p. 18; Cohn, Bot. Ztg. 1867, p. 171.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV sér., Bd. 2, p. 210.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV sér., Bd. 5, p. 201.

7) Strasburger, l. c., p. 17.

8) L. c., p. 44. Vgl. auch Cohn, Bot. Ztg. 1867, p. 171.

9) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 31, nimmt eine Wirkung des Lichtes auf die Körpern an.

Frage entscheiden auch Strasburger's[1]) Experimente nicht, in denen durch ein mit Huminlösung gefülltes Prisma Strahlen senkrecht gegen einen Wassertropfen gelenkt und so in diesem eine z. B. vom rechten zum linken Rand abnehmende Helligkeit hergestellt wurde. Diese abgestufte Helligkeit muss nothwendig eine andere Achsenrichtung und damit eine andere Bewegungsrichtung erzielen, als ein vom rechten zum linken Rand den Wassertropfen durchsetzender Lichtstrahl. Denn wenn diesem parallel die Achse der Schwärmsporen gerichtet ist, wird deren Spitze, der Keimfleck, symmetrisch beleuchtet, diese Gleichgewichtsbedingung besteht aber nicht mehr, sobald das senkrecht auf den Wassertropfen treffende, durch das Prisma gegangene Licht gegen die so orientirte Schwärmspore gelenkt wird. Die eine Flanke letzterer ist jetzt vielmehr stärker beleuchtet, und symmetrische Beleuchtung, also Gleichgewichtslage wird erreicht sein, wenn die Achse der Schwärmsporen mit der Richtung des an Intensität vom rechten zum linken Rand abnehmenden Lichtes einen spitzen Winkel bildet. Die empirischen Erfahrungen werden voraussichtlich auch lehren, dass dem entsprechend die Schwärmsporen sich bewegen.

Einfluss anderer äusserer Einwirkungen.

§ 79. Zu der Temperatur stehen die Bewegungen der Schwärmzellen, Desmidiaceae, Oscillarieae, Diatomeae in einem analogen Abhängigkeitsverhältniss, wie andere Wachsthums- und Bewegungsvorgänge. Es genügt deshalb ein nur kurzer Hinweis auf einige Facta um so mehr, als namentlich die Lage des Optimums noch nicht näher studirt ist. Vielfach, so bei Vaucheria clavata[2]), Ulothrix[3]), Haematococcus lacustris[4]), bewegen sich die Schwärmer noch in Wasser von 0° C., und im Meereswasser an der Küste von Spitzbergen müssen Bewegungen von Algenschwärmern in dem auf 1,5—1,8° C. unter Null abgekühlten Wasser stattfinden[5]); Botrydiumschwärmer werden dagegen nach Strasburger bei 6° starr. Das Optimum der Schwärmer von Haematococcus lacustris liegt nach Strasburger zwischen 30—40° C., das Maximum um 50° C.[6]).

Einige Angaben über Samenfäden sind bei Hofmeister (l. c. p. 33), über Oscillarieen bei Meyen (Pflanzenphysiol. 1839, Bd. 3, p. 565) zu finden.

Mechanische Erschütterungen können nach Strasburger[7]) die Bewegungen der Schwärmer, und ebenso nach Engelmann[8]) die Fähigkeit der Diatomeen und Oscillarieen, an ihrer Oberfläche Körnchen fortzuschieben, vorübergehend hemmen. Solches bewirken nach Engelmann in diesen letztgenannten Organismen auch elektrische Entladungen, welche ebenfalls die Bewegungen der Schwärmer von Vaucheria nach Unger[9]) aufheben. Ohne noch weiter die Wirkung anderer chemischer Agentien zu beleuchten, sei nur noch bemerkt, dass

1) L. c., p. 35.
2) Unger, Die Pflanzen im Momente d. Thierwerdung 1843, p. 57.
3) Dodel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. 10, p. 484.
4) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.
5) Nach Kjellmann, Bot. Ztg. 1875, p. 771.
6) Einige weitere Angaben bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 47.
7) L. c., p. 6. 8) Bot. Ztg. 1879, p. 55, Anmerkung.
9) L. c., p. 67. — Ueber den Einfluss von Elektrizität auf die Wimperbewegung animalischer Organismen vgl. Engelmann, in Hermann's Handbuch d. Physiologie 1879, Bd. I, p. 403.

roform die Bewegung der Schwärmsporen sistirt[1]. Dass auch ohne Sauer- Spaltpilze in gährenden Flüssigkeiten sich bewegen, ist früher (I, p. 38) ilt.

Bedeutungsvoll für die Schnelligkeit der Bewegung ist der Gehalt des ssers an löslichen Stoffen, welche durch Entreissung des Imbibitionswassers, ienfalls durch Erzielung eines zähflüssigeren Mediums oder durch spe- Wirkungen auf den Organismus die Bewegungen beeinflussen. Die Ver- amung der Bewegungen in genügend concentrirten Lösungen ist unschwer constatiren; ob unter Umständen bei einem gewissen Salzgehalt ein Opti- mum[2]) der Bewegungsschnelligkeit erreicht wird, ist fraglich. In dieser Rich- tung kann die Tödtung von Schwärmern bei plötzlichem Einbringen in destil- lirtes Wasser[3]) kein Argument abgeben, da hier wohl der schnelle Wechsel nachtheilig wird. Einen Einfluss auf die Lichtstimmung hat ein allmählicher Ersatz des Flusswassers durch destillirtes Wasser nach Strasburger nicht, wäh- rend jene nach Famintzin[4]) modificirt war, je nachdem Chlamydomonas und ena in dem Wasser der Newa oder einer Pfütze gehalten wurden.

Die aus dem Halse des Archegoniums aust den Stoffe dürften während ihrer Ver- breitung im Wasser die Richtung der Spermat en herbeiführen, welche diese vermöge ihrer Eigenbewegung in den Hals des Archegoniums steuern macht. So wenigstens muss es nach den Beobachtungen Strasburger's[5]) bei Farnkräutern sein, womit nicht ausge- schlossen ist, dass in andern Fällen noch besondere Reizwirkungen die Direktion der Samen- fäden bestimmen. In die Archegonien der Farnprot allien werden nämlich auch Samenfäden von Marchantia, Zoosporen von Achlya und Vibric nen in analoger Weise geführt, und der aus Samenschnitten von Linum usitatissimum, Cydonia u. s. w. sich im Wasser ver- breitende Schleim wirkt ähnlich auf die Spermatozoiden, wie die aus dem Archegonium hervortretenden Schleimmassen. In dem Schleim werden die Windungen der Samen- fäden der Farne steiler und ihre Bewegungen verlangsamt, während sie, offenbar durch die Verbreitung, resp. ungleiche Vertheilung des Schleims im Wasser, eine bestimmte Achsen- stellung und damit eine bestimmte Bewegungsrichtung annehmen. Diese führt sie dann in den Archegoniumhals, nicht aber irgend eine anziehende Kraft oder eine Wasserströmung, da Carminkörperchen und andre nicht mit Eigenbewegung begabte Körper in der Schleim- masse nicht in Bewegung gesetzt werden.

Abschnitt II. **Protoplasmabewegungen.**

§ 80. In dem Getriebe jedes lebensthätigen Organismus, also auch im Protoplasmakörper, sind mit den Umlagerungen Bewegungen unablässig thätig, die freilich nicht alle zu directer Wahrnehmung gelangen müssen. Doch auch diese lehrt, dass Ortsbewegungen im Innern und Gestaltänderungen im thäti- gen Protoplasmaorganismus nie ruhen und somit das augenblickliche Bild schneller oder langsamer einer anderen Constellation Platz macht.

Die Bewegungen selbst sind Symptome der Thätigkeit im Protoplasma- organismus, und nach Aufhellung der bewirkenden Ursachen muss die Wissen-

1) Vgl. über thierische Organismen Rossbach, Die rhythmischen Bewegungserschei- gen d. einfachsten Organismen, 1872; Separatabz. aus Verhandlg. d. Würzburg. phys.- Ges., N. F., Bd. 2.

2) Vgl. Engelmann, l. c., p. 397.

3) Strasburger, l. c., p. 66.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 23.

5) Bot. Ztg. 1868, p. 822; Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 402.

schaft in analogem Sinne streben, wie hinsichtlich der autonomen oder durch Reiz veranlassten Bewegungen von Blattorganen. Wenn in den zu letzteren Bewegungen führenden Zellmechanismus wenigstens einige Einsicht gewonnen wurde, so sind wir doch weit entfernt, aus der Thätigkeit und der Wechselwirkung der Körpertheile des Protoplasmaorganismus das in den Locomotionen uns entgegentretende factische Geschehen zu erklären, und wenn auch Schritt für Schritt es gelingen wird, Functionen auf bewirkende Ursachen zurückzuführen, so dürfen wir uns doch nicht der Hoffnung hingeben, den dunklen Schleier gänzlich gelüftet zu sehen, der über dem Zusammenwirken des Gesammtgetriebes dieser Elementarorganismen ruht, mit denen das Leben seinen Anfang und sein Ende findet.

Wie heute die Sachen liegen, kennen wir wohl Bewegungen des Protoplasmas, ihre Abhängigkeit von gewissen äusseren Eingriffen, sowie einige durch jene erzielte Erfolge, und während in dieser Hinsicht die Protoplasmabewegungen hier behandelt werden, haben wir keine Veranlassung, auf die mannigfachen formalen Gestaltungen einzugehen, die einer physiologischen Erklärung nicht zugänglich sind. Somit haben wir auch nicht die Bewegungen zu verfolgen, die Hand in Hand mit der Zelltheilung oder anderen, für die Pflanze bedeutungsvollen Functionen sich abspielen und in ihrer mannigfaltigen Gestaltung einen wunderbaren Complex von Ursachen vermuthen lassen. Freilich auch die schneller strömenden oder formändernden Bewegungen im Protoplasma vermögen wir nicht einmal auf die nächsten mechanischen Ursachen befriedigend zurückführen.

Sowohl in den schnelleren als auch in den langsameren Bewegungen werden entweder Ortsbewegungen im Innern oder gestaltliche Aenderungen des Protoplasmakörpers erzielt. Beide stehen wohl in einem gewissen Connex, doch existirt kein derartiges Abhängigkeitsverhältniss, dass einer lebhaften Strömungsbewegung im Innern des Körpers eine lebhafte Gestaltänderung der Umrisse dieses entspricht, und umgekehrt. Schnellere Gestaltänderungen des Körpers der Protoplasmaorganismen, wie sie den Schwärmzellen und Plasmodien der Myxomyceten zukommen, können in üblicher Weise amöboide Bewegungen, strömende Bewegungen im Innern des Körpers, Strömungsbewegungen genannt werden, ferner kann man noch von Glitschbewegungen sprechen, wenn im Protoplasmakörper einzelne Massen hin- und hergleiten, und Molecularbewegungen oder Tanzbewegungen, die der Brownschen Körnchenbewegung ähnlichen Locomotionen kleiner Theilchen nennen[1]. Uebrigens sind diese Bewegungsformen durch Uebergänge verkettet, und habituell gleichen Bewegungserscheinungen muss natürlich nicht nothwendig dieselbe Ursache zu Grunde liegen. Es ist dieses auch hinsichtlich der pulsirenden Vacuolen zu beobachten, von denen weiterhin (II, § 84) die Rede sein wird.

---

1) Vgl. Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft 1, p. 49, u. Beiträge zur wissenschaftl. Botanik 1860, Heft 2, p. 10 u. 84. Den Uebergang von Strömungsbewegungen in Glitschbewegungen und umgekehrt hat Velten (Bot. Ztg. 1872, p. 651) näher beschrieben. Dass in Molecularbewegung befindliche Körper wieder in Strömungsbewegungen gezogen werden, beobachtete schon Meyen (Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 252). Vgl. auch Nägeli, 1860, l. c., p. 87. — Ueber Molecularbewegung vgl. ferner Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Juni 1879, p. 414.

… diese Bewegungen sind in spezifisch ungleichem Maasse in gegebenen …nen thätig, doch ist die Schnelligkeit der Ausführung allein kein Maass- … eine aussergewöhnlich energische Lebensthätigkeit der Zelle. Denn wo …e nachweislich ausgiebig thätig ist, können Strömungsbewegungen relativ …ngsam sein, und sehr auffällige amöboide Bewegungen kommen überhaupt nur …sen der zeitweise als Primordialzellen lebenden Organismen zu. Uebrigens … den amöboiden Bewegungen entsprechende, wenn auch oft langsame …altänderungen den in Zellhaut eingesperrten Protoplasmaorganismen nicht … natürlich nur gegen den Zellsaft hin Protuberanzen u. s. w. hervortreiben … einziehen können (vgl. II, § 75).

In dem ohnehin sichtbar gegliederten Protoplasmaorganismus sind auch für das bewaffnete Auge nicht deutlich abgegrenzte Theile ungleichwerthig, wie sich in den Strömungsbewegungen ausspricht. Denn nicht selten befinden sich Protoplasmamassen, so häufig chlorophyllführende Schichten in relativer Ruhe gegenüber lebhaft strömenden Partien. In diesen selbst können Massen zeitweise in relative Ruhe treten, und auch die ruhenden Chlorophyllschichten werden unter Umständen, insbesondere durch manche äussere Eingriffe, in strömende Bewegung gerissen. Die Constellation der aufbauenden Theile, aus deren Befähigungen und Wechselwirkungen die Leistungen des Ganzen entspringen, ist in stetigem Wechsel begriffen, es ist so zu sagen der Protoplasmakörper ein Organismus, dessen für die Function maassgebende Organe stetigen Veränderungen unterworfen sind. Einige Organe, wie der Zellkern und die Chlorophyllkörner, erhalten sich freilich als differenzirte Glieder, in denen aber nicht minder, so ausgesprochen im Zellkern, Veränderungen unablässig thätig sind, und unter Umständen können die Chlorophyllkörper in dem Protoplasmakörper sich vertheilen, aus dem sie einst als Glieder differenzirt wurden. Die Schwierigkeit, die jeweilige Function der einzelnen Theile des Ganzen zu erkennen, wächst mit mangelhafter Differenzirung und Veränderlichkeit der Organen vergleichbaren Theile. Dass aber wenigstens Arbeitstheilung und functionelle Ungleichwerthigkeit im Protoplasmaorganismus besteht, davon geben u. a. die besonderen Functionen der Chlorophyllkörper und die diosmotisch bestimmende Plasmamembran Kenntniss. In allen Fällen aber wolle man nicht vergessen, dass selbst die homogener aussehenden Protoplasmamassen als ein gegliederter Mikrokosmus anzusehen sind, der thatsächlich eine merkliche, jedoch veränderliche Structur mit optischen Hülfsmitteln erkennen lässt.

Näheres über Protoplasmaströmungen.

§ 81. Schnellere Bewegungen im Innern des Protoplasmakörpers werden durch das Fortrücken sichtbarer Körperchen unmittelbar bemerklich, auf Ziel und Richtung langsamerer Bewegungen erlauben auch nicht selten bestimmte Gruppirungen im Protoplasma zu schliessen. Die mannigfachen Bewegungen werden im Allgemeinen in sich selbst zurücklaufenden Bahnen von statten gehen oder zu einer Ansammlung, resp. einem Auseinanderwandern der bewegten Massen führen. Centripetale wie centrifugale Bewegungen müssen nothwendig in den allmählichen Gestaltungen innerhalb des Protoplasmakörpers in vielfacher Weise thätig sein, um z. B. das zum Aufbau von

hyllkörnern, Sporen u. s. w. dienende Material zusammenzuführen oder um örper im Protoplasma zu vertheilen, und beispielsweise bietet das Auseinander-eichen der Zellkerne in der Zelltheilung ein sichtbares Beispiel centrifugaler ewegung.

Schnellere Protoplasmaströmungen vollziehen sich insbesondere in zu-ıcklaufenden Bahnen, und je nachdem nur im Wandprotoplasma ein Strom en Zellsaft umkreist oder in den Zellraum durchsetzenden Strängen und Bän-ern ein Stromnetz gegeben ist, pflegt man Rotation und Circulation zu unter-heiden[1]. Beide sind selbstverständlich durch Bindeglieder verknüpft und önnen in einander übergehen, ebenso werden bei der stetigen Veränderlich-eit im Protoplasma die Bahnen häufig modificirt und Bewegungsrichtungen ändert. Doch es ist hier nicht der Ort, um die habituelle Gestaltung der römungsbewegungen zu schildern und auszuführen, wie gelegentlich Proto-asmamassen in Glitschbewegungen gerathen, um ferner wieder in Strömungs-ewegung gerissen zu werden, wie weiter auch centrifugale und centripetale römungsbewegungen auftreten, und z. B. in den Plasmodien der Myxomyceten cht selten in ausgezeichneter Weise entwickelt sind.

Bei genügender Vergrösserung betrachtet, dürfte wohl jede Zelle eine rect merkliche Strömungsbewegung in irgend einer Phase ihres Lebens be-tzen[2], die aber spezifisch ungleiche Schnelligkeit erreicht. In den von ofmeister[3] zusammengestellten Beispielen wurde die grösste Strömungs-eschwindigkeit im Plasmodium von Didymium serpula mit 10mm in der Minute eobachtet, während die bekanntlich schon relativ sehr schnelle Strömung im rotoplasma der Blattzellen von Vallisneria spiralis nur 1,56 mm erreicht, eine eschwindigkeit, mit der sich die Spitze eines 15 mm langen Stundenzeigers ewegt.

Das Maximum erlangt die Strömungsbewegung, welche also eine grosse eriode durchläuft, in irgend einer Entwicklungsstufe[4], die entweder in noch achsenden oder auch in schon ausgewachsenen Zellen eintritt. Vielfach be-nnt merkliche Strömungsbewegung erst mit Auftreten des Zellsaftes, doch ist e an Existenz dieses nicht allgemein gekettet, wie u. a. die Plasmodien der yxomyceten lehren.

Je nach der Gestaltung des Protoplasmakörpers stellt sich Circulation oder otation ein, und letztere folgt nicht selten auf erstere, wenn unter Einziehung er den Zellsaft durchsetzenden Stränge weiterhin nur Wandprotoplasma in der elle bleibt. In der Rotation umkreist sehr häufig den Zellsaft nur ein Strom, welchem die aufsteigende und absteigende Bahn durch eine Schicht relativ henden, übrigens ausserdem nicht gegen den übrigen Körper abgegrenzten

---

1) Näheres über Gestaltung und Verbreitung dieser Strömungen, sowie Historisches er deren Entdeckung bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 34; Velten, Bot. Ztg. 1872, 652, und in anderen weiterhin citirten Schriften.

2) Ueber Einfluss der Präparationsmethode vgl. § 82 u. 83.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 48. Weitere Beispiele sind hier nachzusehen.

4) Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 61 ff.; Vesque-Püttlingen, Bot. Ztg. 76, p. 574 Vgl. auch A. Braun, Bericht über d. Verhandlg. d. Berlin. Akad. 1852, p. 214. In wie weit hierbei treibende Kräfte und Consistenz des Protoplasmakörpers u. s. w. als stimmende Factoren mitwirken, ist nicht untersucht.

toplasmas getrennt erscheint, doch können sich auch einige in sich zurück-
fende Strombahnen ausbilden[1]. Wie Nägeli[2] betonte, pflegt die Rotations-
ahn nach einer der Längsachse der Zellen parallelen Richtung zu streben, und
weichungen würden durch diesem Streben entgegenwirkende Umstände
elt werden[3]. Die Ursache dieses Strebens möchte Velten[4] darin finden,
s der besagte Weg die Bahn des geringsten Widerstandes vorstellt. Be-
htenswerth ist jedenfalls, dass ähnlich gestaltete Zellen zumeist auch ähnliche
trombahnen aufzuweisen haben und, obiger Regel entsprechend, die Rotations-
bahnen benachbarter, verschieden geformter Zellen sich schneiden, so dass z. B.
in den scheibenförmigen Zellen der Internodien von Chara die längste Strom-
bahn senkrecht gegen die Längsachse, in den Internodialzellen parallel (zumeist
freilich schraubig) der Längsachse der Pflanze gerichtet ist. Wenn so in der Ge-
stalt der Zelle eine richtende Ursache zu liegen scheint, so dürften doch auch die
Wechselbeziehungen der Glieder des Ganzen einen, und in gegebenen Fällen
vielleicht einen entscheidenden Einfluss auf die Strombahn haben; einige hier-
auf hinweisende Beobachtungen bedürfen indess kritischer Prüfung[5].

Ohne störende Eingriffe wird in manchen Pflanzen die Bahn einer aus-
gesprochenen Rotationsströmung einigermaassen eingehalten, insbesondere bei
Chara, in der die den aufsteigenden und absteigenden Strom trennende Zone
von relativ ruhendem Protoplasma durch Mangel an Chlorophyll ausgezeichnet
ist. In anderen Fällen treten Umsetzungen in der Bewegungsrichtung ein, die bei
Circulation und desgleichen in den centripetalen und centrifugalen Strömungs-
bewegungen der Plasmodien der Myxomyceten Regel werden. In letzteren
fand u. a. de Bary[6] zuweilen Umwendungen der Bewegung schon in Inter-
vallen von weniger als 1 Minute oder auch erst nach viel längerer Zeit. Ebenso
pflegt in den Staubfadenhaaren von Tradescantia die Strömung nicht selten
umzusetzen[7]. Uebrigens können sich schon in dünnen Protoplasmasträngen
gleichzeitig Körnchen nach entgegengesetzter Richtung bewegen[8].

Im Protoplasmakörper sind nicht alle Theile in strömender Bewegung, und
nicht alle bewegten Theile bleiben dauernd in Strömung. Es ist ja schon er-
wähnt, dass schnell bewegte Massen zeitweise in Ruhe treten, und selbst das
zuweilen relativ mächtige Hyaloplasma eines Plasmodiumstranges kann unter
Verwandlung in Körnerplasma (vgl. I, § 7) wieder in die Strömungsbewegung

---

1) Nägeli, l. c., p. 61.

2) L. c., p. 62. Hier wurde dieser Ausspruch im Allgemeinen gethan. Bezügliche Beob-
achtungen finden sich schon bei Agardh (1827, cit. bei Braun, p. 227) und A. Braun (l. c.,
p. 231). — Nach Hofmeister (Pflanzenzelle 1867, p. 36) spricht sich dieselbe Tendenz bei Cir-
culation in den Wandungsströmen aus.

3) So würde auch die schraubige Richtung der Strombahn in den Internodien von
Chara aufzufassen sein, die sich mit der Torsion der Internodien einstellt (A. Braun, l. c.,
p. 225). Andere Beispiele für z. Th. ausnahmsweise eintretende schraubige Strömungsrich-
tungen bei Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 236; Velten, Flora 1873, p. 83. Vgl. auch
Unger, Anatomie 1855, p. 275.

4) Flora 1873, p. 86.

5) Vgl. A. Braun, l. c., p. 231, für Chara; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. ... für
Ceratophyllum und Hydrocharis.

6) Die Mycetozoen 1864, p. 43. 7) Vgl. Hofmeister, l. c., p. 38.

8) Lit. vgl. Hofmeister, l. c., p. 17 u. 36.

hineingezogen werden[1]) Nur um relative Ruhe handelt es sich aber überall im Körper des lebensthätigen Protoplasmas, und die Einziehung der Plasmodienstränge lehrt unmittelbar, dass beweglich auch die Schichten sind, welche eine Hülle um den inneren, lebhaft strömenden Theil des Protoplasmas der Stränge bilden. Oefters wohl scheint die peripherische Umgrenzung des Protoplasmas gegenüber der strömenden Bewegung des Innern in relativer Ruhe sich zu befinden, allgemein aber gilt dieses nicht, und die physikalischen Eigenschaften der bildsamen Plasmamembran bieten kein Hinderniss für die Fortbewegung der diese constituirenden Micellen (vgl. I, § 7). In der That werden nicht selten Körnchen, die gegen den Zellsaft hin in die äusserste Schicht des Protoplasmas gerückt sind, augenscheinlich auch solche, die im Zellsaft liegen und nur dem Hyaloplasmahäutchen adhäriren, im Sinne der strömenden Bewegungen fortgeführt[2]). In anderen Fällen, wie schon für Myxomyceten erwähnt, bewahrt die peripherische Umkleidung eine relative Ruhe, und davon gibt auch Kenntniss die Chlorophyllschicht in den Internodienzellen von Chara, welche in ihrer Lage verharrt, während der hier schnelle Rotationsstrom an derselben vorbeizieht. Vielleicht fehlen Strömungsbewegungen, schon der Adhäsion halber, der Regel nach in dem der Zellwand angepressten Hyaloplasmahäutchen. Nach dem Gesagten ist es auch verständlich, dass die schnellste Fortbewegung durchaus nicht immer in der Mitte eines Protoplasmastranges oder einer Protoplasmaschicht gefunden wird[3]).

An einer relativ ruhenden Schicht finden die nach Fortbewegung strebenden Massen einen Stützpunkt, welcher durch die Zellhaut dem eingeschlossenen Protoplasmakörper, durch das Substrat den Myxomyceten gewährt wird. Die letzteren zeigen, dass auch auf dem Substrate hin sich die peripherische Schicht zu schieben vermag, doch ist fraglich, ob analoge Kriechbewegungen in dem der Zellhaut anliegenden Hyaloplasmahäutchen sich abspielen[4]). Als Stützpunkt der fortbewegenden Kraft dient aber nicht der Zellsaft, da dieser nach Velten[5]), wie die darin befindlichen Körnchen lehren, in eine mit dem rotirenden Protoplasma gleichsinnige Bewegung versetzt wird, während ein entgegengesetzter Impuls ertheilt werden müsste, wenn, etwa wie ein Fisch im Wasser, der Protoplasmakörper vermöge des Widerstandes des Wassers gegen die Bewegungskraft in Rotation versetzt würde[6]).

Zunächst fassen wir nur das für die Bewegungsmechanik immer zu be-

---

1) Vgl. de Bary, Mycetozoen 1864, p. 52; Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, 405.

2) Vgl. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 38 u. 53; de Bary, Flora 1862, p. 249; M. Schultze, Das Protoplasma d. Rhizopoden u. d. Pflanzenzellen 1863, p. 40 u. 55; Velten, Flora 1873, p. 101, u. Physikal. Beschaffenheit d. pflanzl. Protoplasmas 1876, p. 3 (Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 73, Abth. 1).

3) Vgl. u. a. Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 63; Velten, Activ oder passiv, 1876, p. 8 d. Separatabz. aus Oesterreich. Bot. Ztg., Nr. 6.

4) Da Velten (Flora 1873, p. 101) einen plasmolytisch contrahirten, einseitig der Zellwand anliegenden Protoplasmakörper ruhend fand, so waren in der peripherischen Schicht dieses keine fortschiebenden Bewegungen thätig, die ein Kugeln zu erzielen vermochten.

5) Velten, Flora 1873, p. 98. Auch Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 43. Uebrigens liegen in dieser Hinsicht einige widersprechende Angaben vor, die bei Velten mitgetheilt sind.

6) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 394.

rungen entscheiden nicht, ob es selbst oder die Zwischenmasse am le
sich fortbewegt, und ob in ihm oder in anderen Partien die active U
Bewegung liegt.

Sicherlich werden in der Bewegung Stärkekörnchen, Krystalle
fortgerissen, ja es ist fraglich, ob solches nicht für alle sichtbaren Kör
Es wird dieses erst mit näherer Einsicht in die nächsten Ursachen
gungen entscheidbar sein, denn zur Zeit ist es zweifelhaft, ob die
eine Folge eines irgend wie erzielten Wasserstromes ist, oder ohne
sache zu Stande kommt. Möglich auch, dass einzelne Theile im Körp
sam wie freischwimmende Protoplasmaorganismen, in dem Protopl
durch ihre besondere Bewegungskraft fortarbeiten. Ob dem Zellke
solche Befähigung zukommt, lässt sich nach den bisherigen Erfahrun
bejahen noch verneinen, und auch hinsichtlich der Chlorophyllkörp
endgültige Entscheidung noch nicht erzielt (vgl. II, § 83). Jedenfall
folg der passiven Fortführung ist die Rotation, in welche Körper, auc
chen u. s. w., vielfach versetzt werden, z. B. wenn sie in ungleich sc
mende Schichten hineinragen[3], und ungleiche Hemmungen führe
herbei, dass passiv bewegte, übrigens unmittelbar nebeneinander
Körper bei verschiedener Grösse öfters mit ungleicher Schnelligkeit f
werden[4].

Wird die Bewegung von Stärkekörnern u. s. w. ganz gehemmt,
Stauungen herbeigeführt, wie sie u. a. häufig in dem Winkel der
Vallisneria, Elodea da zu finden sind, wo der Protoplasmastrom
Längswand auf die Querwand übertritt. Der gestaute nachdrängen
plasmastrom bringt jetzt Ausbauchungen hervor, und endlich wird
Ballen aus Stärkekörnchen, Clorophyllkörnern u. s. w., meist unter V
der zusammengeführten Körner, fortgerissen oder führt auch zu eine

ler Strömung, die nun den festsitzenden Ballen wie eine Insel umfliesst[1]. Die veiche Beschaffenheit des Protoplasmas bringt es mit sich, dass spezifisch schwere Körnchen sich etwas senken und deshalb an einer horizontal liegenden Zelle, während sie die erdwärts gewandte Seite passiren, der Wandung näher gerückt werden, als auf der zenithwärts gewandten Fläche[2]. Uebrigens ist lie Consistenz des Protoplasmas immerhin ein Hinderniss für Molecularbewegung (Tanzbewegung), die überall in vacuolenartigen Partien zu bemerken ist[3].

Da während lebhafter Strömung die äussern Umrisse des Protoplasmakörpers zuweilen keine merkliche Aenderung bieten, können entsprechende bwechselnde Erweiterung und Contraction der peripherischen Schicht nicht lie Ursache der Strömungsbewegung sein. Allerdings werden derartige Conractionen, wo sie vorhanden, die Strömung beeinflussen, resp. erzeugen, nderseits aber kann auch, wie vorhin erwähnt, durch die mechanische Wirung einer Strömung eine locale Volumzunahme und Volumabnahme hervorerufen werden. Beide Verhältnisse mögen wohl in den Plasmodien der Myxoiyceten in Betracht kommen, in denen bekanntlich amöboide Bewegungen ısgedehnt wirksam sind; übrigens auch dann, wenn Formänderungen zurücketen, können dennoch lebhafte Störungen im Innern der Plasmodien fortauern.

Dass ein nothwendiger Causalzusammenhang zwischen Strömungsbewegungen und amöboiden Bewegungen nicht besteht, geht aus dem schon Geıgten, ferner aus den Fällen hervor, in welchen lebhafte amöboide Bewegunen ohne bemerkliche Strömungsbewegungen auftreten. Das ist u. a. in den ıs Sporen hervorgehenden Schwärmzellen der Myxomyceten der Fall[4], und ıch in den Plasmodien dieser Organismen werden aus dickeren Hyaloplasmachichten häufig kleine Protuberanzen, Pseudopodien, hervorgetrieben und ngezogen, ohne dass strömendes Körnerplasma in dieselben eintritt[5]. Wenn tzteres in andern Fällen als Achsencylinder in den Protuberanzen auftritt, ıag wohl das active Bildungsstreben dieser das Körnerplasma gleichsam hinnsaugen, doch lässt das besonders rapide Hervorschiessen von Pseudopodien, ährend eine Strömung sich in einen Plasmodienstrang drängt, wohl keinen weifel, dass die so erzielte mechanische Druckwirkung das Hervortreiben der otuberanzen begünstigt, resp. erzielt. Auf solche centrifugale Strömung lgt, wie schon früher erwähnt, zuweilen schon nach kurzem Intervall, eine ıtgegengesetzt gerichtete Strömungsbewegung, während welcher die Stränge heblich einfallen und Protuberanzen eingezogen werden können. Bei solchem riodischen Hin- und Herwallen rückt das Plasmodium in der Richtung vor, ıch welcher hin als Differenz zwischen zuführenden und abführenden Strö-

---

1) Vgl. Meyen, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 229; Nägeli, l. c., p. 62; Hofmeister, Pflanzelle 1867, p. 44. — Ueber die mechan. Wirkung der Protoplasmaströme Pfeffer, Osmot. tersuch. 1877, p. 172.

2) Nägeli, l. c., p. 67—74. Auch die Centrifugalkraft hat eine gewisse Wirkung. Vgl. § 82.

3) Velten, Flora 1873, p. 120. Diese Bewegungen werden natürlich durch Wasserströngen verstärkt, die wohl in keinem thätigen Protoplasma fehlen.

4) Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 419.

5) De Bary, Mycetozoen 1864, p. 44.

mungen ein Plus herauskommt[1]). Uebrigens geschieht das Fortrücken mässig schnell, da es nach Hofmeister[2]) bei Didymium serpula 0,4 mm, bei Stemonitis fusca 0,15 mm pro Minute betrug.

In welcher Weise active Strömungsbewegung oder in den peripherischen Schichten der Plasmodien active Contraction resp. Expansion oder auch nur veränderte Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Stromwirkungen zusammengreifen, ist im Näheren nicht ermittelt. Das thatsächliche Spiel der Bewegung sagt hierüber nichts entscheidendes aus[3]), denn eine rückwärts um sich greifende Wirkung wird z. B. immer erzielt, wenn eine Protuberanz erweitert wird, gleichviel ob in der Hülle oder in der Bewegungsthätigkeit des strömungsfähigen Körnerplasmas die Ursache liegt. Dass übrigens bei der Entleerung eines Plasmodiumstranges aus diesem das Körnerplasma mit einer gewissen Gewalt herausgetrieben wird, lehren Beobachtungen de Bary's[4]), in welchen beim Durchschneiden ein sich entleerenden Stranges etwas Protoplasma aus der Schnittfläche hervorgedrängt wurde, was nicht geschah, wenn derselbe Versuch während des Einströmens von Körnerplasma gemacht wurde. Die Beobachtung de Bary's (l. c. p. 80), dass durch Einwirkung einer minimalen Menge von kohlensaurem Kalium das bezügliche Plasmodiumstück anschwoll, und Protuberanzen hervortrieb und rückwärts um sich greifende Strömungen entstanden, findet vielleicht (doch nicht nothwendig) in der mit der Quellung verminderten Widerstandsfähigkeit der peripherischen Umkleidung seine Erklärung.

Wenn somit die Contraction der peripherischen Umkleidung an Plasmodien als Bewegungsursache eine gewisse Rolle spielen kann, so ist doch jedenfalls die Annahme unhaltbar, dass jene die Ursache aller Strömungsbewegungen im pflanzlichen Protoplasma sei. Schon Corti (1774)[5]) hat eine derartige Ansicht ausgesprochen, die theilweise von Brücke[6]), welcher übrigens nicht die einzige Ursache in der Contraction der Hüllschicht suchte, ferner von Heidenhain[7]), Kühne[8]) u. A. vertreten wurde. Das Unzureichende dieser Ansicht haben auch de Bary[9]), M. Schultze[10]), Nägeli und Schwendener[11]) u. A. hervorgehoben. Brücke's Annahme, die peripherische Hülle befinde sich immer in Ruhe und die Bewegung komme nur dem Inhalt des Protoplasmakörpers zu, ist gleichfalls nicht zutreffend.

Ein tieferer Einblick in die Ursachen der Bewegungsvorgänge im Protoplasmaorganismus ist noch nicht gewonnen, doch werden in diesem so eminent bewegungsfähigen und zu den mannigfachsten Leistungen befähigten Körper verschiedene und nicht immer gleiche Combinationen wirksam sein. Die mechanischen Mittel für Erzielung von Bewegung werden im Allgemeinen in Zerreissung und Aggregation von Micellen, in chemischen Umwandlungen und den mit diesen Vorgängen zusammenhängenden Prozessen zu suchen sein.

In den amöboiden Bewegungen, ebenso in den Wimperbewegungen, in denen die Micellen, insoweit als es die Umrissänderungen des Körpers erfordern, Ortsverschiebungen erfahren, müssen jedenfalls Annäherungen und Entfernungen der Micellen, resp. der diese constituirenden Theile eine Rolle spielen. Mit diesem Kraftwechsel variirt voraussichtlich der Imbibitionszustand, jedoch in einem noch unbekannten Sinne, da nicht einmal bekannt ist, ob nur eine Umlagerung oder eine Aufnahme von Wasser in diesen Contractionserscheinungen eintritt.

Es fehlen auch noch die zur Aufhellung der nächsten Ursachen der Strömungs-

1) De Bary, l. c.; Kühne, Unters. über das Protoplasma 1864, p. 72.

2) Pflanzenzelle 1867, p. 23. 3) Vgl. auch de Bary, l. c., p. 48.

4) L. c., p. 48. Dahin gehören auch die schon von Corti und Meyen (Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 218) gemachten Beobachtungen, dass nach dem Durchschneiden einer Internodiumzelle von Chara durch Fortbewegung in der bisherigen Stromrichtung das Ausfliessen des Protoplasmas erreicht wird.

5) Citirt bei Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 666.

6) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1862, Bd. 46, Abth. 2, p. 36.

7) Studien d. Physiol. Instituts in Breslau 1863, II, p. 60.

8) Protoplasma 1864, p. 73 u. 94. 9) Flora 1862, p. 230.

10) Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 40.

11) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 389.

wegung nothwendigen empirischen Erfahrungen. Insbesondere ist noch unentschieden, ob die Bewegungskraft durch eine irgendwie erzeugte Wasserströmung oder durch eine active Ortsverschiebung von Theilen des Protoplasmakörpers gewonnen wird. Wenn letzteres, was ich eher glauben möchte, zutrifft, werden natürlich auch Wassertheile mit bewegt, und vielleicht wirken so oder anders erzielte Wasserbewegungen mit in der Bewegung, die jedenfalls auch passive Körper mitreisst. In welcher Weise eine entsprechende Ortsbewegung in einer supponirten activen Grundmasse des Protoplasmakörpers möglich ist, unterlasse ich hier zu discutiren, da thatsächlich unter Voraussetzung wechselnder Anziehungskraft in den Micellen oder Micellverbänden — mag nun eine Aenderung der Aggregation oder der Imbibition die Ursache sein — in mechanischer Hinsicht auf verschiedene Weise eine Strömung erreichbar ist und keine Erfahrungen einen bestimmten Modus als mit Wahrscheinlichkeit massgebend zu kennzeichnen vermögen.

Ebenso ist auf mehr als einem Wege das Zustandekommen einer Wasserbewegung möglich, in der Hofmeister's[1]) Theorie die wesentlichste Ursache der Strömungsbewegung sieht. Der Grundgedanke dieser Theorie basirt auf dem Wechsel des Imbibitionsvermögens von Protoplasmatheilen, und wenn z. B. in einer Rotationsbahn eine Steigerung des Imbibitionsvermögens fortschreitet, während die wasseranziehende Kraft in den rückwärts gelegenen Partien wieder relativ sinkt, wird eine entsprechende Wassercirculation erzielt, neben der Hofmeister noch durch die mit der Wasserabgabe verbundene Dimensionsänderung der Micellen eine active Fortbewegung dieser zu Stande kommen lässt. Indem ich auf diesen supponirten Mechanismus nicht näher eingehe, erwähne ich auch nur, dass Engelmann[2]) in activen Formänderungen der Micellen resp. Micellverbände die allgemeine mechanische Ursache von amöboiden und strömenden Bewegungen sucht. Mit Uebergehung anderweitiger Anschauungen von nur historischem Interesse sei noch bemerkt, dass Amici[3]) die Vermuthung aussprach, es möchte in elektrischen Anziehungen und Abstossungen die Bewegungsursache liegen.

Innere periodische Zustandsänderungen sind übrigens, wie die allgemeine Verbreitung autonomer Krümmungsbewegungen und Wachsthumsoscillationen lehrt, in allen Pflanzen thätig, und in letzter Instanz ist im lebenden Protoplasma die Ursache dieser autonomen periodischen Vorgänge zu suchen.

Einfluss äusserer Agentien.

§ 82. Die durch äussere Agentien im Stoffwechsel und Kraftwechsel erzielten Erfolge hängen zum guten Theil von der Sensibilität des Protoplasmakörpers und der von diesem lebendigen Organismus ausgehenden Actionen ab. Demgemäss reagirt der Protoplasmaorganismus in mannigfacher Weise auf äussere Eingriffe, und wenn derzeit die besonderen Vorgänge in demselben, welche zu den in Wachsthum, Bewegung u. s. w. uns entgegentretenden Erfolgen führen, zumeist nicht näher ermittelt sind, so lassen doch schon die direct wahrnehmbaren Veränderungen die verhältnissmässig grosse Empfindlichkeit des Protoplasmakörpers gegen äussere Agentien erkennen.

Derselben äusseren Bedingungen, welche zur Ermöglichung der Thätigkeit der Pflanze nöthig sind, bedarf natürlich im Allgemeinen auch der Protoplasmaorganismus, von dem ja überhaupt die vitale Thätigkeit der Pflanze abhängt. Es müssen demgemäss Temperatur, Feuchtigkeit, eventuell Sauerstoff, Licht

1) Flora 1865, p. 7; Pflanzenzelle 1867, p. 63.

2) Handbuch d. Physiologie v. Hermann 1879, Bd. 1, p. 374.

3) Vgl. die historische Uebersicht bei Göppert u. Cohn, Bot. Ztg. 1849, p. 666. Hinsichtlich der elektrischen Ansicht vgl. auch Velten, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1875, Bd. 73, Abth. 1, p. 343.

u. s. w. in einem richtigen Ausmaass geboten sein und wenn durch ä Eingriffe die Pflanze getödtet wird, wurde eben das Leben der in der wohnenden Elementarorganismen vernichtet. In diesen werden amöboid strömende Bewegungen durchgehends nur innerhalb der Grenzen gefu welche Wachsthums- und Bewegungsvorgänge der Pflanze gestatten, und Sistirung dieser vermögen augenscheinlich manche äussere Eingriffe Ström bewegungen aufzuhalten.

Auf der anderen Seite treten unter Bedingungen, die mit Bezug auf W thum oder Krümmungsbewegungen einen Starrezustand herbeiführen, noc wisse Formänderungen am Protoplasma ein, die unter solchen Verhältn welche mit extremer Steigerung den Tod herbeiführen, eine gewisse U einstimmung bieten. Es macht sich nämlich ein Streben nach Abrundung geltend, dass Stränge und Bänder des in Zellhaut eingeschlossenen P plasmakörpers, ebenso auch der Plasm lien, theilweise oder ganz einge werden. Noch weiter gesteigerte Einwirkung von niederer oder höherer peratur, mechanischen, elektrischen und gewissen chemischen Eingriffe zielen nicht selten eine gewisse Zerk tung im Protoplasma, vermöge einzelne Massen als abgerundete Kug n dem Zellsaft schwimmen. Auch Gestaltungen werden, sofern das Leben nicht vernichtet wird, rückgängig, allmählich stellt sich dann die unter günstigen Bedingungen normale Gesta des Protoplasmakörpers wieder her.

Diese Erscheinungen sind offenbar theilweise Erfolge des physikali Strebens nach Kugelgestalt, welches durch die während der Thätigkeit Organismus gewonnene Gestaltungskraft mehr oder weniger überwu wurde, gleichviel wie diese durch besondere Actionen und micellare Agg tionen erreicht wird. Der specifischen Eigenschaften der Protoplasma nismen und der besonderen Wirkungen diverser Agentien halber kan übrigens nicht Wunder nehmen, dass nicht völlig übereinstimmende Erfolg verschiedenen Objecten oder durch verschiedene Einwirkungen herbeigef werden. Da diese Bewegungsursachen mit Sistirung der vollen Lebensth keit eintreten, ist es verständlich, dass die fraglichen Gestaltungen bis zur reichung eines Gleichgewichtszustandes unter Verhältnissen (z. B. theilw noch in sauerstofffreiem Raume) fortschreiten, unter denen sonstige Functi erlöschen. Uebrigens vergesse man nicht, dass kugelförmige Gestaltung malerweise nicht wenigen Organismen oder Theilen dieser zukommt.

Die besonderen, durch schnellen Wechsel äusserer Verhältnisse erzie Erfolge hängen zum guten Theil zweifellos von der besonderen Reactionsfä keit des Protoplasmakörpers ab, der sich neuen Bedingungen nicht im in Eile vortheilhaft accommodiren kann. Dieses lehrt insbesondere die du schnelles Aufthauen erzielbare Tödtung (II, § 93—95), und auch an durch S lösung stark contrahirten Protoplasmakörpern lässt sich zuweilen beobacht dass schneller Ersatz der Salzlösung durch Wasser den Tod durch Zerplat des Protoplasmakörpers herbeiführt, welcher bei langsamerer Expansion sich Zellwand wieder anlegt und normal weiter functionirt. Das Wenige, was ü den Erfolg schneller Schwankungen äusserer Verhältnisse auf die direct wah nehmbaren Bewegungen des Protoplasmas bekannt ist, wird an geeignet Stelle Erwähnung finden.

Die Bewegungen im Protoplasma führen natürlich die diesem eingebetteten örper passiv mit fort. Vielleicht werden so auch die durch verschiedene Ein-iffe herbeiführbaren Lagenänderungen der Chlorophyllkörner erzielt, die in-ss besser im Zusammenhang besprochen werden und demgemäss in Folgen-m nur beiläufig berücksichtigt sind.

Temperatur.

Die Strömungsbewegungen im Protoplasma stehen in analogem Verhältniss r Temperatur wie die Zuwachsbewegungen. Uebrigens rückt das Optimum genscheinlich relativ hoch, da Nägeli [1] fand, dass die Bewegungsschnellig-it in Nitella syncarpa mit der Temperatur dauernd stieg und bei 37° C. plötz-h stille stand. Indess haben Beobachtungen von M. Schultze [2], Hofmeister [3] d namentlich von Sachs [4] und Velten [5] für andere Objecte ein entschiedenes ptimum ergeben, von dem aus bis zu dem mehr oder weniger unter der Töd-ngstemperatur liegenden Maximum die Bewegungsschnelligkeit abnahm. lten fand u. a. Minimum, Optimum und Maximum für Chara foetida 0° C., ,1° C., 42,81° C., für Vallisneria spiralis 0—1° C., 38,75° C., 45° C., für odea canadensis 0° C., 36,25° C., 38,75° C. In den Haaren von Cucurbita po, Solanum lycopersicum, Tradescantia beobachtete Sachs bei 12—16° C. ngsame, bei 30—40° C. lebhafte, bei 40—50° C. wieder langsamere Bewe-ng. Merkliche Bewegung findet sich also in gewissen Pflanzen noch bei 0° C. i Chara fragilis bemerkte Dutrochet [6] noch zwischen 0—1° C. und Cohn [7] in tella syncarpa noch bei — 2° C. Bewegung.

Während de Vries [8] und ähnlich Dutrochet (l. c., p. 27), Hofmeister (l. c., 53), Kühne (l. c., p. 102) bei plötzlichen Temperaturschwankungen die Be-egung vorübergehend verlangsamt oder gar zum Stillstand gebracht fanden, nnte eine solche Hemmung Velten (l. c., p. 213) an den von ihm benutzten bjecten trotz plötzlicher und sehr erheblicher Temperaturschwankung nicht obachten. Jedenfalls stellt sich aber die Protoplasmabewegung ziemlich bald f die ihr bei der neuen Temperatur zukommende Schnelligkeit ein [9].

Deformationen der Gestalt des Protoplasmakörpers, wie sie sich im Vereine it dem Streben nach Abrundung ausbilden, sind, theilweise unter reichlicher lösung von Protoplasmamassen, sowohl bei höherer als bei niederer Tempe-

1) Beiträge zur wiss. Botanik 1860, Heft 2, p. 77.

2) Das Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p. 48.

3) Pflanzenzelle 1867, p. 47 u. 53.

4) Flora 1864, p. 65. Dieser tauchte die Objecte in Wasser.

5) Flora 1876, p. 177. Während der Beobachtung befanden sich die Objecte in Wasser, ssen Temperatur geändert wurde. Ueber Beobachtungsmethoden in verschiedener Tem-atur vgl. II, p. 125. — Einige Beobachtungen an Plasmodien von Myxomyceten bei Kühne, tersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 47 u. 53.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 24. Nach diesem beobachtete h schon Corti, dass in Chara mit Erhöhung der Temperatur die Bewegungsschnelligkeit chst.

7) Bot. Ztg. 1871, p. 723.

8) Matériaux p. l. connaissance de l'influence d. l. température sur l. plantes 1870, p. 8, aratabz. aus Archiv. Néerlandaises, Bd. 5.

9) Vgl. auch Nägeli, l. c., p. 77.

g mit hellem diffusen Licht konnte Baranetzky in $^3/_4$ Stunden und selbst in Minuten eine merkliche Gestaltänderung beobachten.

Bei einseitiger Beleuchtung bewegen sich die Plasmodien vom Licht hing, und dieses ist wohl auch der wesentliche Grund, dass diese Organismen Licht in die Lohe oder überhaupt in ihr Substrat zurückkriechen [1]. Jedens waren andere Bewegungsursachen in den Experimenten Baranetzky's [2] geschlossen, in welchen die auf horizontal ausgebreitetem feuchten Fliessier befindlichen Plasmodien von Aethalium septicum einseitig durch parallel Papierfläche einfallendes Licht beleuchtet wurden. In diffusem Licht machte h dann in $^1/_2$, in Sonnenlicht nach $^1/_4$ Stunde an dem beleuchteten Rand die on erwähnte Gestaltänderung geltend und durch relativ ansehnlichere Fortiebung und Neubildung von Strängen nach der Schattenseite hin kam die Licht fliehende Bewegung zu Stande.

Fraglich ist noch, ob die Plasmodien gegenüber einem schwachen Licht sitiv phototactisch sind, was allerdings nach Beobachtungen Hofmeister's (l. c.) treffen könnte. Das in schwachem Licht noch eintretende Hervorkriechen aus m Substrat kann nicht ohne Weiteres ein Argument abgeben [3], da das Ereinen im Dunkeln die Existenz von hervortreibenden Ursachen anzeigt, die türlich die Oberhand behalten, so lange sie nicht durch die mit genügender ensität angestrebte, negativ phototactische Bewegung überwunden werden. brigens wird die lichtwärts strebende Bewegung der Chlorophyllkörner durch ensiveres Licht in die entgegengesetzte Bewegung übergeführt.

Ueber besondere Reizwirkungen des Lichtwechsels auf das Protoplasma anzlicher Organismen liegen bis dahin keine entscheidenden Beobachtungen r. Auf Pelomyxa palustris, ein Süsswasseramöboid, übt Erhellung, nicht er Verdunklung nach Engelmann [4] einen Reiz aus.

Die Bewegungen der Plasmodien [5] und ebenso der Chlorophyllkörner werden besonders durch die stärker brechbaren Strahlen des Spectrums beeinflusst, und diesen fällt auch die maximale Wirkung in den durch concentrirtes Sonnenlicht erzielten Erfolgen zu [6]. Aus der in der schwächer brechbaren Spectralhälfte ansehnlicheren Wärmewirkung erklären sich vielleicht die von Borščow [7] und Luerssen [8] gemachten Beobachtungen, in denen gerade die minder brechbare Spectralhälfte (meist wurde Lösung von Kalibichromat passirendes Licht geprüft), nicht aber die stärker brechbaren Strahlen (Lösung von Kupferoxydammoniak) Desorganisation in dem Protoplasma hervorrief, wie sie durch extreme Wärmegrade u. s. w. erzielt wird. Jedenfalls fanden im Protoplasma der Haare u. s. w. der hinter farbigen Medien cultivirten Pflanzen weder Reinke [9] noch G. Kraus [10] derartige Deformationen, die auch an abgeschnittenen Objecten in Reinke's Versuchen nicht zu Stande kamen.

---

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 20, u. Allgemeine Morphologie 1868, p. 625.
2) L. c., p. 328.
3) Wie es Strasburger (Wirkung d. Lichtes auf Schwärmsporen 1878, p. 70) annimmt.
4) Pflüger's Archiv f. Physiolog. 1878, Bd. 19, p. 3.
5) Baranetzky, l. c., p. 331.
6) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 336.
7) Bullet. de l'Acad. d. St. Pétersbourg 1868, Bd. 12, p. 211 u. 230.
8) Einfluss d. rothen u. blauen Lichtes auf die Strömung d. Protoplasmas, 1868. Vgl. ach Velten, Die physikal. Beschaffenheit d. pflanzl. Protoplasmas 1876, p. 14, Anmerkg., eparatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. I, u. Famintzin, Jahrb. f. iss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 38.
9) Bot. Ztg. 1871, p. 800.
10) Ebenda 1876, p. 584.

Schwerkraft.

Bei der weichen Consistenz des Protoplasmakörpers hat unvermeidlich der mechanische Zug der Schwere einen merklichen Einfluss auf die Gestaltung von Protoplasmamassen, ein Einfluss, der sich auch in der Vertheilung der Einschlüsse des Protoplasmakörpers kund geben kann. Es ist schon erwähnt (§, p. 381), dass während der rotirenden Bewegung schwerere Körper der Zellwand genähert werden, wenn sie in einer horizontal liegenden Zelle auf die erdwärts gewandte Fläche übertreten. Entsprechende Senkungen konnte Heinecke[1] an Chlorophyllkörnern, Stärkekörnern, Krystallen beim Umwenden von Stengelstücken vielfach verfolgen. Hierbei begeben sich in den vertical gestellten Stengeln zuweilen schon in 1 bis 2 Minuten die Chlorophyllkörner längs der Längswand zu der erdwärts gewandten Querwand, und namentlich in Zellen der Stengelknoten wurden solche Umlagerungen beobachtet, die in älteren Objecten langsamer, zuweilen erst nach Stunden bemerklich waren. Bei der schnellen Umlagerung waren die Chlorophyllkörner in Stengeln, die gegen eine, in $1/2$ Stunde sich einmal umdrehende, horizontale Achse vertical gerichtet waren, fortwährend in entsprechender Bewegung begriffen. Nach der einen oder einige Tage fortgesetzten Rotation begannen endlich die Chlorophyllkörner sich unregelmässig zu vertheilen und wurden, indem die Stärkeeinschlüsse entschlüpften, deformirt.

Nach dem Geotropismus zu urtheilen, kann die Schwerkraft auch als Reiz auf das Protoplasma wirken, doch sind bis dahin als Erfolg solcher auslösender Wirkung erzielte Protoplasmabewegungen nicht vollkommen sicher gestellt. Möglich freilich, dass solche in Plasmodien ausgelöst werden, als endgültig entscheidend aber können die Beobachtungen Rosanoff's[2] nicht hingenommen werden, nach welchen die Schwerkraft in den Plasmodien von Aethalium septicum eine aufwärts strebende Bewegung veranlasst.

Plasmodien von Aethalium sah ich im dampfgesättigten Raum im Dunkeln sich in gleicher Weise auf durchfeuchtetem Fliesspapier vertheilen, gleichviel ob dieses in horizontale oder verticale Lage gebracht war, und auch Strasburger's[3] Beobachtungen stimmen mit diesem hinsichtlich des Einflusses der Schwerkraft negativen Befund überein. Empfindlich aber sind, wie auch Strasburger beobachtete, die Plasmodien gegen einseitige Feuchtigkeit und bewegen sich auf nicht gleichmässig durchnässtem Fliesspapier nach den wasserreicheren Partien hin. Möglich, dass in diesem von Rosanoff zwar ins Auge gefassten, jedoch wohl nicht genügend gewürdigten Factor eine Ursache der von Rosanoff beobachteten Bewegungsrichtung lag, und im Einklang damit würde stehen, dass Rosanoff (l. c., p. 1[illegible]) keinen Einfluss der Schwerkraft an den unter Wasser gehaltenen Objecten beobachtete. So muss es auch fraglich bleiben, ob in den Centrifugalversuchen Rosanoff's eine auslösende Wirkung der Schwungkraft die nach dem Rotationscentrum gerichtete Bewegung der Plasmodien veranlasste, und in den ohnehin nur theilweise ein übereinstimmendes Resultat liefernden Beobachtungen Hofmeister's[4] war für Constanz der Feuchtigkeit und anderer Factoren schwerlich genügend Sorge getragen. Uebrigens halte ich selbst nicht für unwahrscheinlich, dass in Plasmodien gewisser Entwicklungsphasen Schwerkraft bestimmend

---

1) Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper, Dissertation 1880, p. 10 ff. Mit Centrifugalwirkung wurde der gleiche Erfolg erzielt.

2) Mémoires d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1869, Bd. 14, p. 149.

3) Wirkung d. Lichtes auf Schwärmsporen 1878, p. 71.

4) Allgemeine Morphologie 1868, p. 583.

Bewegungen veranlasst[1]), und so wäre es auch möglich, dass Rosanoff thatsächlich Erfolge des Schwerkraftreizes beobachtete.

Wassergehalt.

Zur Ermöglichung der Thätigkeit im Protoplasma bedarf es jedenfalls eines gewissen Wassergehaltes, mit dem Gestaltung und Bewegungsfähigkeit sich ändern. Einmal wird schon die mit der Imbibitionsflüssigkeit veränderliche Cohäsion ein mitwirkender Factor sein, doch werden mit der Variation des Wassergehaltes auch auslösende Wirkungen erzielt. Näheres über solche Beeinflussung, die sich u. a. in der mit abnehmendem Wassergehalt eintretenden Umbildung der Plasmodien in Dauerzustände ausspricht, ist nicht bekannt[2]).

Auch die Abhängigkeit der Strömungsbewegungen vom Imbibitionswasser ist noch näher zu prüfen, denn bis jetzt ist nicht einmal zweifellos ermittelt, ob mit diesem die Schnelligkeit der Bewegung zunimmt, oder ob letztere, was wahrscheinlicher, mit einem gewissen Wassergehalt ein Optimum erreicht. Letzteres lassen die Beobachtungen Velten's[3]) vermuthen, in denen die Strömungsbewegungen an den in Gummilösung gelegten Schnitten fortdauerten, während sie an den in Wasser liegenden Schnitten erloschen waren. Allerdings kann hierbei die mit der Präparation verbundene Verletzung eine Rolle spielen, die auch in den Versuchen Dehnecke's[4]) zu beachten ist, aus welchen indess zu folgen scheint, dass reichliche, übrigens in den mit Zellhaut umkleideten Zellen naturgemäss begrenzte Wasserzufuhr die Strömung beschleunigen kann. In den Collenchymzellen der Stengel von Balsamineen (l. c. p. 27) zeigten sich aber zunächst keine Bewegungen, die beim Liegen der Schnitte in Wasser eintraten, jedoch sogleich an den Schnitten vorhanden waren, wenn die Stengelstücke zuvor im Wasser gehalten wurden. Doch können hier auch noch andere indirecte Ursachen mitspielen, ebenso in den Veränderungen der Bewegungen, die beim Liegen in Wasser in den Zellen der Stärkescheide eintreten, und die sich auch in der Fortbewegung mancher, vor der Präparation relativ ruhenden Chlorophyllkörner aussprechen (II, § 83).

Bei plasmolytischer Wasserentziehung dauert die Bewegung in dem contrahirten Protoplasmakörper fort[5]), scheint indess bei weitgehender Contraction verlangsamt zu werden. Bei plötzlicher Contraction kann die Bewegung vorübergehend ins Stocken gerathen[6]), während sie andernfalls und vielfach selbst bei schneller Einwirkung der Salzlösung während der Plasmolyse anhält.

---

1) Hofmeister hat darauf hingewiesen, dass diese Eigenschaften möglicherweise veränderlich sind. Nach Baranetzky (Mémoires d. l. soc. d. scienc. naturell. d. Cherbourg 1876, Bd. 19, p. 322) soll vorausgegangene Beleuchtung die Reactionsfähigkeit der Plasmodien gegen Schwerkraft modificiren.

2) Vgl. de Bary, Morphologie u. Physiologie d. Pilze u. s. w. 1866, p. 311.

3) Bot. Ztg. 1872, p. 649.

4) Flora 1881, p. 8.

5) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 73; A. Braun, Verhandlg. d. Berlin. Akad. 1852, p. 225; Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 75; M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen 1863, p 41; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 52.

6) Hofmeister, l. c., p. 27 u. 53.

Mechanische und elektrische Einwirkungen.

Druck, Stoss und andere mechanische Eingriffe veranlassen bei mässiger wirkung im Allgemeinen ein Abrundungsstreben in Plasmodien, auch nl in anderen Protoplasmakörpern, und können vorübergehend Strömungsvegungen zum Stillstand bringen[1]. Uebrigens gelingt dieses selbst bei ınlichen Erschütterungen nicht immer, und wenn man ein Internodium n Chara oder ein Wurzelhaar von Hydrocharis knickt, kann sich der Protoplasmakörper in zwei oder einige Partien separiren, ohne dass die Strömung in ıselben aufgehoben wird[2]. Dasselbe ist auch beim Zerschneiden der Plasmodien von Myxomyceten zu beobachten.

Die durch elektrische Einwirkungen erzielten Erscheinungen gleichen, so weit bekannt, den durch mechanische Ei[illegible]griffe erzielten Erfolgen[3]. Es soll deshalb auch nicht näher auf jene eingeg[illegible]en und eine Beschreibung der von verschiedenen Forschern benutzten Versuchsanstellung unterlassen werden[4]. Schwache elektrische Ströme erzielen häufig keinen Effekt, mit der Steigerung verden, wie durch mechanische Eingriffe, bis endlich zur Tödtung gehende Erfolge erzielt. Wie die mechanischen wirken auch die elektrischen Eingriffe local (vgl. Fig. 37), und die Bewegungshemmungen können in beiden Fallen Stauungen des sich andrängenden Protoplasmas zur Folge haben. Abrundungsbestrebungen, Loslösung von Protoplasmamassen, gelegentlich auch Hervorschiessen von Protuberanzen sind im Wesentlichen die durch mechanische oder elektrische Eingriffe erzielten Gestaltungen. Gewöhnlich wird die Bewegung damit verlangsamt, doch scheint gelegentlich auch eine gewisse Beschleunigung einzutreten. Eine Umwendung der Protoplasmaströmungen gelang durch elektrische Ströme nicht eher, als bis die Zelle getödtet war[5]. Diese Bewegung entspricht aber nur der durch strömende Elektrizität erreichbaren Fortführung materieller Theile[6].

---

1) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 32; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 50; Borsčow, Bullet. d. l'Acad. d. St. Petersbourg 1868, Bd. 12, p. 212. — Bei Vermeidung von Druck sah ich die Protoplasmabewegung in den Staubfadenhaaren von Hyoscyamus und Datura bei heftigen, durch Aufschlagen des Objectträgers erzielten Erschütterungen nicht zum Stillstand kommen.

2) Ueber derartige Experimente vgl. Dutrochet, l. c., p. 32; Meyen, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 210; Hofmeister, l. c., p. 50.

3) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 465; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 26 u. 58.

4) Literatur: Becquerel, Compt. rend. 1837, Bd. 5, p. 784; Jürgensen, Studien d. physiol. Instituts in Breslau 1861, I, p. 97; Heidenhain, ebenda 1863, II, p. 65; Brücke, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1862, Bd. 46, Abth. 2, p. 35; M. Schultze, Protoplasma d. Rhizopoden u. Pflanzenzellen, 1863; Kühne, Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 74 u. 94; Velten, Flora 1873, p. 121, u. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 73, Abth. 1, p. 343. Vgl. auch Engelmann, in Handb. d. Physiologie von Hermann, 1879, Bd. 1, p. 365. — Ein Versuch, ob Magnetismus Einfluss auf die Protoplasmaströmung habe, wurde mit negativem Resultat angestellt von Dutrochet (Compt. rend. 1846, Bd. 22, p. 619).

5) Velten, Flora 1873, p. 122.

6) Quincke, Annal. d. Physik u. Chemie 1861, Bd. 113, p. 579.

Chemische Einflüsse.

In den auf Sauerstoffathmung angewiesenen Pflanzen stehen die Protoplasnabewegungen mit Ausschluss des Sauerstoffs stille (I, § 74). Vielleicht wird lieser Stillstand augenblicklich mit Entziehung des Sauerstoffs erreicht, denn lie noch kurze Zeit fortdauernde Bewegung, welche Kühne und Hofmeister eobachteten, kann recht wohl eine Folge icht völliger Verdrängung des Sauerstoffs ewesen sein. Uebrigens fand Hofmeister[1]) ie Strömung von Nitella 13 Minuten nach Evacuiren der Luft erloschen, und in Veruchen Kühne's[2]), in welchen die Luft durch Vasserstoff verdrängt wurde, hatte nach 30 is 45 Minuten die Strömung in Plasmodien nd Staubfadenhaaren von Tradescantia irginica aufgehört.



Fig. 37. Zelle aus dem Staubfadenhaare von Tradescantia virginica. *A*. Frisch in Wasser beobachtet. *B*. Dieselbe Zelle nach mässiger elektrischer Reizung. Das Gebiet des gereizten Protoplasmas erstreckt sich von *a* bis *b*. *c* zu Klumpen und Kugeln contrahirtes Protoplasma. *d* blassere Bläschen und Keulen, $^{400}/_{1}$. (Nach Kühne.)

Alle Bewegung ist aber bei Sauerstofftarre, wie die intramoleculare Athmung hrt, nicht erloschen, und mechanische ingriffe erzielen immer Formänderungen, ie Kühne auch noch in Folge von Inducionsschlägen an sauerstoffstarren Amöben intreten sah. Nach Ausschluss des Sauerstoffs ist übrigens das Protoplasma noch zu nderweitigen Formänderungen befähigt, och ist in dieser Hinsicht noch keine krische Untersuchung ausgeführt.

In den ohne Sauerstoff wachsenden ährungsorganismen dürfte wohl auch die ortdauer von Protoplasmabewegungen zu rwarten sein (vgl. I, § 74). Diese werden ohl ohne Zweifel durch gesteigerte Parirpressung des Sauerstoffs, wie anderweige Functionen der Pflanze (I, § 72), gemmt, indess liegen Untersuchungen über egetabilische Protoplasmakörper nicht vor.

Hinsichtlich anderer chemischer Einwirkungen sei erwähnt, dass Chlororm und Aether die Protoplasmaströmungen zum Stillstand bringen. Ebenso erden diese durch Einwirkung verdünnter Alkalien sistirt[3]), und bei Ver-

---

1) Pflanzenzelle 1867, p. 49.

2) Untersuch. über das Protoplasma 1864, p. 89 u. 106. — Aufhören der Protoplasmawegung im luftverdünnten Raume constatirte schon Corti (nach Meyen, Pflanzenphysiol. 38, Bd. 2, p. 224). In Versuchen Dutrochet's (Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., l. 9, p. 31) war wohl kein völliger Abschluss des Sauerstoffs erreicht. — Hofmeister und ihne fanden auch, dass der durch Eintauchen in Oel erreichte Abschluss von Sauerstoff zur stirung der Bewegungen ausreicht.

3) Dutrochet, Annal. d. scienc. naturell. 1838, II sér., Bd. 9, p. 66.

..g eines nur ganz wenig Ammoniak enthaltenden Wassers kann
..ent constatiren, dass sogleich die Strömung in den Wurzelhaaren von Hy..
..s stockt, mit dem Auswaschen des Ammoniaks aber wiederkehrt. E..
..sivere Ammoniakwirkung bringt, ohne zunächst den Tod herbeizuführ..
..liche Deformation wie niedere Temperatur u. s. w. hervor[1]. Dass ..
..kung von Alkalien an Plasmodien von Myxomyceten Strömungsbewegun..
verursachen kann, ist früher mitgetheilt[2].

Bewegungen der Chlorophyllkörper.

§ 83. Die Chlorophyllkörper nehmen unter constanten äussern Verh..nissen eine bestimmte Lagerung ein, die indess bei verschiedenen Einwirk..gen verlassen wird. Die Chlorophyllkörper begeben sich dann schneller o.. langsamer in eine neue Gleichgewichtslage oder werden zunächst für ei.. Zeit, vielleicht auch dauernd, mit Protoplasmaströmungen herumgeführt.

Sind auch die Chlorophyllkörper schon mit den Entwicklungsstadien u. s.. autonomen Bewegungen unterworfen, so scheinen sie doch normalerweise ni.. in den Protoplasmaströmungen mit fortgeführt zu werden. Denn in Vallisn.. bilden nach Frank[3]) die Chlorophyllkörner eine relativ ruhende Wandschi.. und werden erst in Folge der mit der Präparation verbundenen Verletzun.. den Protoplasmastrom gerissen, ja bei Elodea beginnt sogar eine lebhafte.. Chlorophyllkörner mitbewegende Strömung erst einige Zeit nach Abtrenn.. der Blätter[4]). Da nun Frank auch in Sagittaria und einigen anderen Pflan.. die Chlorophyllkörner erst in Folge von Verletzung in strömende Beweg.. versetzt fand, so ist vielleicht in allen Fällen, in welchen solche Fortbeweg.. des Chlorophylls beobachtet wurde, die Präparation die Veranlassung gewes.. Uebrigens können noch andere äussere Eingriffe einen derartigen Erfolg er..len, da nach Pringsheim[5]) die sonst ruhenden Chlorophyllkörner in den Int..nodienzellen von Nitella mit der Strömung fortgeführt werden, wenn eine p..tielle Entfärbung derselben durch concentrirtes Sonnenlicht herbeigeführt wi.. Die nicht wieder ergrünenden Chlorophyllkörner von Nitella bleiben da.. dauernd im Rotationsstrom, während in Elodea und in andern Pflanzen d.. durch Verletzung der Blätter in Bewegung gesetzten Chlorophyllkörner na.. einiger Zeit wieder zur Ruhe kommen können, doch ist wohl möglich, da.. auch noch andere Erfahrungen in dieser Hinsicht gewonnen werden.

Zunächst sollen die durch Licht erzielten Lage- und Formänderungen d.. Chlorophyllkörper ins Auge gefasst werden, welche den doppelten Zweck verfo..gen, die Chlorophyllköner in eine für Beleuchtung günstige Stellung zu bring.. und sie dem schädlichen Einfluss zu intensiven Lichtes zu entziehen. Theilwei.. wird dieses durch Stellungsänderungen, theilweise durch Formänderungen e..

1) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., 1877, p. 392.

2) Vgl. II, p. 382. — Die Einwirkung verschiedener anderer Agentien ist in den citirt.. Schriften Dutrochet's, Kühne's, Hofmeister's und bei Jürgensen (Studien d. physiol. Instit.. in Breslau 1861, I., p. 107) mitgetheilt.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 244, fernere Beispiele ebenda p. 226, 234, 183, ..

4) Ueber Entstehung von Protoplasmaströmen durch Präparation vgl. II, p. 339.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 333.

zielt, welche übrigens in allen Chlorophyllkörnern eintreten, und darauf hinauslaufen, dass bei stärkerer Insolation das Volumen abnimmt und Abflachungen der einer Zellwand anliegenden Chlorophyllkörner eintreten. Diese ragen deshalb, wie Stahl[1]) zeigte, in dem Pallisadenparenchym der Blätter, in welchem die Chlorophyllkörner im Allgemeinen nur geringe Ortsbewegungen ausführen, in diffusem Licht weiter in das Lumen der Zelle hinein, als in stark insolirten Zellen, in welchen aber die Chlorophyllkörner breiter werden und deshalb ein relativ grösseres Areal der Wandung bedecken. In den Pallisadenzellen der beschatteten Blätter von Ricinus hatten u. a. die fast halbkugeligen Chlorophyllkörner an der der Zellwand anliegenden Basis einen Durchmesser von 0,0063 μ (Mikromillimeter) und eine Höhe von 0,0057 μ, während der Durchmesser (parallel der Zellwand) der Chlorophyllkörner besonnter Blätter 0,0083 μ, ihre Höhe 0,0036 μ betrug. Die so gestalteten Chlorophyllkörner bieten also den parallel der Längsachse der Pallisadenzellen einfallenden Lichtstrahlen eine geringere Fläche dar und gewinnen somit einen Schutz gegen die nachtheilige Wirkung intensiver Beleuchtung.

Die Stellungsänderung der Chlorophyllkörner wird wohl meist durch eine Gleitbewegung längs der Zellwand, bei Mesocarpus und einigen anderen Algen durch eine Drehung der bandförmigen Chlorophyllkörper um ihre eigene Achse erreicht[2]). Während diese Chlorophyllbänder bei mässiger Lichtintensität die Fläche senkrecht gegen die Richtung der Strahlen stellen (Flächenstellung), wird mit Steigerung der Lichtintensität unter Drehung um 90 Grad eine Kante des Bandes nach der Lichtquelle gerichtet, also Profilstellung des Bandes erreicht. Ebenso streben auch die mehr oder weniger halbkugeligen u. s. w. gestalteten Chlorophyllkörner anderer Pflanzen, gegenüber mässigem Licht Flächenstellung, gegenüber intensiverem Licht Profilstellung anzunehmen, indem sie sich auf der den Lichtstrahlen zugewandten, resp. den diesen parallelen Wandungen sammeln und mit Veränderung der Lichtintensität schneller oder langsamer von einer auf die andere Wandfläche gleiten. In Flächenstellung werden demgemäss in einer würfelförmigen Zelle die zu den Lichtstrahlen senkrechten (Fig. 38 *A*), in Profilstellung die zu den Strahlen parallelen Wandungen (Fig. 38 *B*) mit Chlorophyllkörnern bedeckt sein. Dasselbe wird, wie Stahl gezeigt, in einem Schlauche von Vaucheria erreicht, gegen dessen Längsachse die Lichtstrahlen senkrecht gerichtet sind, d. h. die Chlorophyllkörner sammeln sich in 2 opponirten Längsleisten, deren mediane Verbindungsebene bei Flächenstellung parallel, bei Profilstellung senkrecht zu den Lichtstrahlen steht.

Fällt die richtende Lichtwirkung hinweg, so werden die Chlorophyllkörner die aus inneren Ursachen angestrebte Vertheilung annehmen, die bei Vaucheria in gleichmässiger Vertheilung besteht, während in Geweben gewöhnlich einzelne Wandflächen bevorzugt sind, auf welchen sich demgemäss im Dunkeln die Chlorophyllkörner ansammeln. Im Allgemeinen werden bei Lichtausschluss

1) Bot. Ztg. 1880, p. 364. Ebenda p. 361 weitere Bemerkungen über Gestaltänderungen der Chlorophyllkörper. Diese Formänderung wurde entdeckt von Micheli, Archiv. d. scienc. d. Bibl. univers. d. Génève 1876, Bd. 29, p. 26.

2) Stahl, l. c., p. 299. Aehnliches Verhalten dürfte, wie hier bemerkt, nach den Mittheilungen Wittrock's Gonatonema bieten.

..eien Aussenflächen entblösst, und demgemäss wandern im Dunkel[illegible] nichtigen Geweben von Moosblättern, Farnprothallien u. s. w. die Chl[illegible] körner auf die zur Fläche dieser Objecte senkrechten Wandungen, occupir[illegible] an mehrschichtigen Geweben auch der Oberfläche der Blätter u. s. w. [illegible] Binnenwandungen (Fig. 38 C). Eine allgemeine Gesetzmässigkeit üb[illegible] Vertheilung der Chlorophyllkörner lässt sich nicht aussprechen, doch [illegible] dieselben im luftführen[illegible] webe sich mit Vorliebe [illegible] an Intercellularräume [illegible] den Wandstellen (den [illegible] wänden) anzulegen.[1].

Mit Ueberwindun[illegible] Eigenrichtung führt [illegible] Licht in der besagte[illegible] Flächenstellung herbei, [illegible] gesteigerter Beleuchtun[illegible] filstellung übergeht, [illegible] übrigens keineswegs [illegible] Dunkelstellung überein[illegible] muss. Dieses trifft ja u. [illegible] zu in den Schläuchen v[illegible] cheria, deren Chlorophy[illegible] im Dunkeln sich gleic[illegible] vertheilen, ebenso nicht [illegible] durch Fig. 38 B und C re[illegible] tirten Fall, in welchem [illegible] kelstellung, nicht aber i[illegible] stellung, die der Auss[illegible] parallelen Innenwände [illegible] rophyllkörnern besetzt [illegible] Ferner erzeugt intensi[illegible] leuchtung nicht selten [illegible] menballungen der Chlo[illegible] körner, die in Zellen vo[illegible] bularia mediterranea[2] entstehen, aber mit sinkender Beleuchtung auch wieder schnell vergel[illegible] Vaucheria erst nach anhaltender Besonnung auftreten und in Nitella s[illegible] in directem Sonnenlicht nicht bemerklich werden[3].

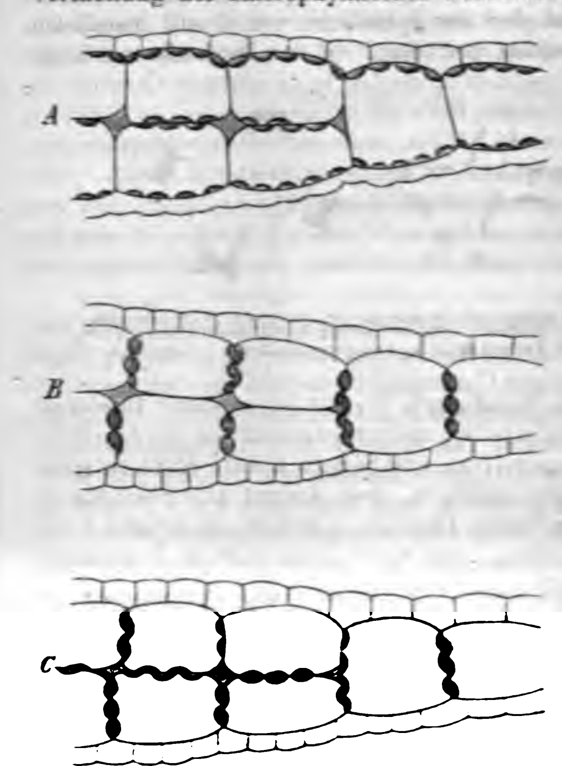


Fig. 38. Querschnitt durch das Laub von Lemna trisulca (nach Stahl). A Flächenstellung (Tagstellung). B Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. C Dunkelstellung der Chlorophyllkörner.

Diese allgemeinen Regeln treten zunächst klar hervor in einfacher ge[illegible] Objecten, so in Algenschläuchen, in Blättern von Moosen, Elodea, im Lau[illegible] Lemna, in Farnprothallien u. s. w.[4] Indess machen sich ähnliche Verh[illegible] in complexen Geweben bemerklich, doch ist begreiflich, dass, schon de[illegible]

---

1) Vgl. Frank. l. c., p. 299.

2) De Bary. Bot. Ztg. 1877, p. 731.   3) Stahl. l. c., p. 324.

4) Gleiches gilt für Blätter von Selaginella Martensii, in welchen das in gewiss[illegible] eine grossere Masse bildende, chlorophyllführende Plasma sich durch gleitende Beweg[illegible] einer auf die andere Wand bewegt Prillieux, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 506.

der Zellen und deren verwickelter Beziehungen untereinander halber, die bezüglichen Lichtstellungen nicht so klar zum Ausdruck kommen; zudem erfahren die gestaltlicher Aenderungen fähigen Chlorophyllkörner des Pallisadenparenchyms zumeist nur geringere Verschiebungen bei modificirter Beleuchtung. In den sternförmigen Zellen der Blätter von Oxalis acetosella und vieler anderen Pflanzen sind übrigens die besagten Stellungsänderungen gut zu verfolgen. Denn die in mässigem Licht auf den der Blattfläche von Oxalis parallelen Wandungen befindlichen Chlorophyllkörner (Fig. 39 *a*) wandern mit Insolation



Fig. 39. Schwammparenchymzellen aus der untersten Parenchymlage des Blattes von Oxalis acetosella in einer zur Blattfläche senkrechten Richtung gesehen. *a* Flächenstellung der Chlorophyllkörner in diffusem Licht. *b* Profilstellung nach kurzer Besonnung, *c* nach längerer Insolation. (Nach Stahl.)

auf die zur Blattfläche senkrechten Wandungen (*b*), um bei weiterer Insolation in den äussersten Strahlen der Sternzellen zusammengeballt zu werden (*c*)[1]. Auch in den Blattzellen von Sempervivum und Sedum konnte Stahl entsprechende Lagen der Chlorophyllkörner verfolgen, doch kommt eine Flächenstellung nur in den im Schatten erwachsenen Pflanzen zu Stande, im diffusen Licht bildet sich eine intermediäre Stellung, im Sonnenlicht endlich Zusammenballung der Chlorophyllkörner aus[2].

In Blättern, in welchen bekanntlich Pallisadengewebe und Schwammparenchym häufig vereinigt vorkommt, wirken also Formänderungen und Lagenänderung der Chlorophyllkörner gleichzeitig zusammen, doch fehlt letztere, wie auch gewisse Zusammenballung, bei starker Insolation in den Pallisadenzellen nicht, und es ist einleuchtend, dass eine verringerte Höhe der in Profilstellung tretenden Chlorophyllkörner als Schutz für nachtheilige Beeinflussung durch Sonnenstrahlen mitwirkt. Das Pallisadenparenchym scheint die höheren Lichtintensitäten angepasste Gewebeform zu sein, da es einmal zumeist die dem Licht zugewandte Seite der Blätter einnimmt, an verticalen Blättern öfters aber beiderseitig auftritt, und da dessen Ausbildung in den an sonnigen Standorten erwachsenen Pflanzen vollkommener zu werden pflegt. Auch überwiegt in Schattenpflanzen öfters das Schwammparenchym[3].

Mit veränderter Einfallsrichtung des Lichtes wird natürlich die bisherige Bedingung für die Gleichgewichtslage aufgehoben und eine Bewegung der Chlorophyllkörper erzielt, vermöge deren man die Chlorophyllplatte in Mesocarpus, resp. die zwei opponirten, streifenförmigen Chlorophyllkörneransamm-

---

1) Stahl, l. c., p. 338.

2) Stahl, l. c., p. 340. Die Zusammenballung bei Insolation wurde von Böhm (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1856, Bd. 22, p. 479, u. 1859, Bd. 37,, p. 453) beobachtet, von Frank (l. c., p. 254) übersehen. Näheres bei Stahl.

3) Stahl, Bot. Ztg. 1880, p. 868.

m Vaucheria um die eigene Achse, resp. um die Achse der Zelle
n kann. Eben dieses würde mit einer würfelförmigen Zelle mögli
ei diagonaler Richtung der Lichtstrahlen würden sich die Chlor
er an zwei opponirte Ecken oder Kanten zur Erreichung möglichst
tellung (mässige Lichtintensität vorausgesetzt) gruppiren. In der Th
solches annähernd erreicht, wenn die Lichtstrahlen gegen ein Moosbl
ein Prothallium in einem Winkel von ungefähr 45 Grad gerichtet sind [1].
verständlich muss aber die in Geweben unvermeidliche Brechung und R
der Strahlen immer einen gewissen Einfluss auf das endliche Resultat

Die Vertheilung der Chlorophyllkörper auf zwei opponirte Zellwänd
entspricht, wie für cylindrische Zellen leicht einzusehen ist, dem Bestreb
sämmtliche Chlorophyllkörner eine möglichst günstige Flächenstellung
Profilstellung) zu erreichen. In der That ist leicht zu erweisen, dass ni
ungleiche Reactionsfähigkeit der bezüglichen Chlorophyllkörper die Ursa
Wenn nämlich das bisher von oben beleuchtete Prothallium eines Farn
von unten beleuchtet wird, bleiben die Chlorophyllkörner unverändert i
Lage, während sie sich umlagern müssten, wenn die einen positiv, die
negativ phototactisch wären [2].

Wie in allen physiologischen Vorgängen, hängt der Erfolg der Lichtw
auch von anderen Umständen ab, die jene eventuell eliminiren könn
kann durch allzu niedere Temperatur eine der Nachtstellung ähnliche La
der Chlorophyllkörner trotz der Beleuchtung herbeigeführt werden [3].
wird auch öfters durch Verletzung der Blätter, ferner bei unzureichend
gescenz und mangelnder Zufuhr von Sauerstoff erreicht [4]. Es schein
allgemein ungünstige Vegetationsbedingungen die Pflanze in einen Zust
versetzen, in welchem Licht nicht mehr die bezüglichen Bewegungen
zeugen vermag, sei es nun dass mangelnde Reactionsfähigkeit oder ande
gegenarbeitende Factoren für das Resultat entscheidend werden. In
Fällen würde ein Uebergang in die, auch bei Mangel des Lichtreizes eintr
Stellung die naturgemässe Folge sein, doch ist wohl möglich, dass noch
dere richtende Einflüsse gelegentlich eingreifen und eine der normalen D
stellung entsprechende Lagerung durch die genannten Eingriffe nicht
erzielt wird.

Hinsichtlich der Schnelligkeit der Reaction machen sich weitgehende spe
und individuelle Unterschiede bemerklich. Unter günstigen Verhältnissen trat in Ve
Borodin's schon nach einstündiger Lichtentziehung die Dunkelstellung ein, die F

1) Stahl, l. c., p. 346. Hier ist auch dargethan, dass Frank im Irrthum ist, de
Erfolg als eine von der gewöhnlichen Lichtstellung abweichende Wirkung des Lichtes
2) Stahl, l. c., p. 350.
3) Frank (l. c., p. 261 u. 295) sah bei 0° C. in Blättern von Laub- und Lebermoos
der Dunkelstellung entsprechende Lagerung der Chlorophyllkörner eintreten. Vgl.
Kraus, Bot. Ztg. 1874, p. 406; G. Haberlandt, Ueber den Einfluss des Frostes auf die
phyllkörner 1876, p. 6, Separatabz. aus Oesterr. Bot. Zeitschrift.
4) Frank, l. c., p. 292. — Nach Lüders (vgl. Pfitzer, Unters. über d. Bacillariace
p. 176) soll eine Erschütterung eine Lagenänderung der Chlorophyllkörner in einigen
meen veranlassen. — Dass die Schwerkraft in manchen Fällen merklichen Einfluss
Lage der Chlorophyllkörner hat, ist Bd. II, p. 388 mitgetheilt.

Elodea canadensis erst nach 10 wöchentlicher Verdunklung annähernd erreicht fand[1]). Ebenso ist die durch Ablösung der Blätter erzielte Umlagerung in Elodea, Vallisneria schon nach 1 bis einigen Stunden erzielt, während bei Mnium rostratum einige Tage und selbst Wochen dazu erforderlich sind[2]). — Zur Rückführung der Dunkelstellung in die Lichtstellung bedarf es durchgehends weniger Zeit, als zum Eintritt der Dunkelstellung.

Bei schnell reagirenden Objecten nehmen die Chlorophyllkörner mit dem Tageswechsel periodisch Licht- und Nachtstellung ein, und damit ändert sich auch der Farbenton mancher Pflanzen in erheblichem Maasse, ebenso wenn die Flächenstellung in Profilstellung durch intensives Licht übergeführt wird, und auch die Gestaltänderung der sich nicht bewegenden Chlorophyllkörper muss in diesem Sinne mitwirken. Bei Profilstellung der Chlorophyllkörner wird im Allgemeinen die tiefste Grünfärbung erreicht, die dann mit Verdunklung und ebenso mit weiterer Erhellung abnimmt. Das Erblassen grüner Pflanzentheile im Sonnenlicht, welches zuerst Marquart[3]) beobachtete und das näher von Sachs[4]) verfolgt wurde, kann übrigens zuweilen auch von einer theilweisen Zerstörung des Chlorophylls herrühren. Natürlich hat Beleuchtung nur locale Wirkung, und so erklären sich die von Sachs beschriebenen, bei localer Verdunklung eines Blattes (Auflegen von Papier u. s. w.) entstehenden Schattenbilder.

Die mechanische Fortbewegung der Chlorophyllkörner dürfte wohl, wie Sachs[5]) und Frank[6]) annehmen, durch Bewegungen des übrigen Protoplasmakörpers erzielt werden, und in den durch Verletzung veranlassten Lagenänderungen konnte in der That Frank verfolgen, wie schon zuvor vorhandene oder sich ausbildende Protoplasmaströme die Chlorophyllkörner mitrissen. Auf der Wand, an welcher die Chlorophyllkörner in Ruhelage kamen, fand Frank[7]) bei Sagittaria, Elodea, Vallisneria die Protoplasmaschicht relativ mächtiger geworden. Allerdings waren solche Ansammlungen von Protoplasma oder merkliche Strömungsbewegungen nicht in allen Fällen während der Translocation der Chlorophyllkörner zu beobachten. Die Ursache aber, warum die Chlorophyllkörner eine bestimmte Stellung gegenüber den Lichtstrahlen einnehmen, ist noch nicht erklärt, und wie Licht die Bewegungskraft der Schwärmsporen und Desmidiaceen nicht veranlasst, die Bewegungsrichtung aber durch Orientirung der Achse bestimmt, könnte es auch irgend einen Einfluss auf die Chlorophyllkörner üben, der für die Bewegungsrichtung dieser entscheidend wird. Ob es sich dann hierbei um eine Gestaltänderung der Chlorophyllkörner oder um eine besondere Reizwirkung handelt, ist derzeit nicht zu entscheiden, ebenso wenig, ob die Lichtwirkung eine besondere Bewegungsrichtung in dem übrigen Protoplasma veranlasst (vgl. übrigens II, § 82). Allein aus der Hemmung der Protoplasmabewegung durch Licht ist die Ursache der Umlagerung und die Erreichung bestimmter Stellung der Chlorophyllkörner nicht zu erklären.

Die Lichtrichtung muss hier in analogem Sinne als Reiz, wie hinsichtlich der phototactischen und heliotropischen Bewegungen, angesehen werden (II, § 67 u. 78). Wie in diesen ist auch durch die übereinstimmenden Beobachtungen von Borodin[8]), P. Schmidt[9]) und Frank[10]) die durch Kupferoxydammoniak passirende Spectralhälfte die wirksame, nach Frank, jedoch nicht nach Borodin und Schmidt, bringen die durch Kalibichromatlösung passirenden Strahlen eine wenn auch nur geringe Wirkung hervor.

Historisches. Durch Sonnenstrahlen in Blättern von Crassulaceen erzeugte Lagen-

---

1) Vgl. Stahl, l. c., p. 328, u. Frank, l. c., p. 256 u. 293. — Die Drehung der Chlorophyllplatten von Mesocarpus vollzieht sich in günstigen Fällen in wenigen Minuten; Stahl, l. c., p. 301.

2) Frank, l. c., p. 294.

3) Die Farben d. Blüthen 1835, p. 47.

4) Sitzungsb. d. Sächs. Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig 1859, p. 226. — Weiteres siehe Stahl, l. c., p. 379.

5) Lehrbuch 1868, I. Aufl., p. 568.

6) L. c., p. 282. Vgl. auch Stahl, l. c., p. 351.

7) L. c., p. 283.

8) Ueber die Wirkung d. Lichtes auf die Vertheilung d. Chloropyllkörner 1869, p. 58, aus Mélanges biologiques, Bd. 7.

9) Ueber einige Wirkungen d. Lichtes auf Pflanzen 1870, p. 27. (Dissertation.)

10) Bot. Ztg. 1871, p. 228.

... urden von Böhm[1]) entdeckt. Doch erkannte erst Famintzin[2]) und ... in[3]) näher die besonderen Modalitäten und die Bedeutung des Lichtes ... nsität. Frank[4]) fand dann weiter, dass die in Lichtstellung befindlichen ... yllkörner durch verschiedene Eingriffe in Dunkelstellung übergeführt werden ... schrieb aber dem Licht irrigerweise nicht eine richtende, sondern nur eine photot... Wirkung zu, da seiner Meinung nach das Licht nur insofern wirke, als es den n... Zustand der Pflanze herstellt. Die in mässiger Beleuchtung eintretende Chlorophy... stellung nannte Frank Epistrophe, die Dunkelstellung und ähnliche anderweitige Lage Apostrophe. Dass übrigens in der Epistrophe nicht, wie Frank will, die Lage der ... phyllkörner allein durch das Streben nach den die freie Aussenfläche begrenzend... an Intercellularräume stossenden Wandungen bedingt wird, ist aus den mitgetheilte... sachen zu ersehen. Durch Stahl's[5]) Untersuchungen sind wesentlich die entwickel... gemeinen Gesichtspunkte gewonnen worden. Die von Micheli[6]) entdeckte Gestaltän... der Chlorophyllkörner im Sonnenlicht wurde gleichfalls von Stahl näher untersucht.

Pulsirende Vacuolen.

§ 84. Mit dem Protoplasmakörper ist auch die Gestaltung der Va... (des Zellsaftes), d. h. der zumeist wässerige Flüssigkeit führenden Binnen... des Protoplasmas, veränderlich. Neubildung, Vergrösserung und Verschm... von Vacuolen, auch das Wiederverschwinden kleiner Vacuolen spielt si... kanntlich in mannigfach verschiedener Weise im Entwicklungsgang de... ab. Sofern nun Verschwinden und Wiederbildung von Vacuolen sich in ... gewissen Rhythmus wiederholt, sprechen wir von pulsirenden Vacuolen, ... auffälliger Form in manchen kryptogamischen Organismen zu finden ... Solche pulsirende Vacuolen besitzen u. a. Volvox, Gonium, Eudorina[7]) ... gens nicht alle Volvocineen und Pandorineen), nicht wenige Palmella... weiter die Schwärmsporen von Stigeoclonium, Chaetophora[9]), Ulothrix[10]), ... spora[11]) und von manchen anderen Algen, sowie die Schwärmsporen von ... pus candidus, cubicus[12]) und der Myxomyceten[13]), in deren Plasmodien g... falls pulsirende Vacuolen vorkommen. Uebrigens dürften pulsirende Va... noch vielfach entdeckt werden, und auch im Protoplasma höherer Pflan... Entstehen und Vergehen vacuolenartiger Räume nicht zu bezweifeln.

Die pulsirenden Vacuolen sind in Mehrzahl in Myxomyceten zu treffe... Volvocineen, Palmellaceen, Schwärmsporen finden sich meist 2 oder 3 Vac...

---

1) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1856, Bd. 22, p. 479, u. 1859, Bd. 37, p. 453.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 45.
3) Bullet. d. l'Acad. d. St. Pétersbourg 1867, IV, p. 482; Mélanges biologiques ... Pétersbourg 1869, Bd. 7, p. 50.
4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 216. 5) Bot. Ztg. 1880, p. 297.
6) Archiv. d. scienc. d. Biblioth. univers. d. Génève 1867, Bd. 29, p. 26.
7) Cohn, Nova Acta Acad. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, I, p. 193, u. Beiträ... Biologie d. Pflanzen 1877, Bd. 2, p. 117.
8) Cienkowsky, Bot. Ztg. 1865, p. 22; 1876, p. 70.
9) Cienkowsky, Bot. Ztg. 1876, p. 70.
10) Strasburger, Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157; Dodel-Port, Bot. Ztg. ... p. 183. 11) Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 1451.
12) De Bary, Bericht d. naturf. Ges. zu Freiburg 1860, p. 8.
13) De Bary, Die Mycetozoen 1864, p. 41 u. 81; Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 3, p. 329. — Weitere Literatur ist in den citirten Schriften zu finden, ferner bei Ho... ster, Pflanzenzelle 1867, p. 12. Ueber Chromophyton vgl. Woronin, Bot. Ztg. 1880, p. ...

doch kann auch eine einzelne, wie in der Palmellacee Apiocystis minor[1]), vorhanden sein. So weit bekannt, spielt sich Verschwinden, die Systole, und Wiedererscheinen, die Diastole, in analoger Weise wie bei den Vacuolen in Infusorien und anderen niederen animalischen Organismen ab. Nachdem plötzlich die Vacuole zusammengefallen ist, erscheint sie, allmählich sich vergrössernd, an derselben Stelle wieder, um nach Erreichung ihrer maximalen Grösse von neuem mit einem Rucke zu verschwinden[2]).

So lange Pulsationen stattfinden, pflegen dieselben in demselben Individuum unter constanten äusseren Bedingungen ein ziemlich gleichartiges Tempo einzuhalten, doch hat Cienkowsky[3]) in Palmellaceen zuweilen relativ längere Ruhepausen beobachtet. Die Pulsationen können ziemlich schnell aufeinander folgen, da u. a. das Zeitintervall zwischen zwei Systolen in Zoosporen von Ulothrix[4]) zu 12—15 Secunden, in Gonium pectorale[5]) zu 26—60 Secunden, in Plasmodien von Myxomyceten[6]) zu $1\frac{1}{4}$ Minuten gefunden wurde. Vor der Systole erreichen dabei die Vacuolen in Plasmodien einen maximalen Durchmesser von 0,004 bis 0,006 mm, und ähnliche Grössenverhältnisse bieten auch die Vacuolen der anderen genannten Organismen.

Bei Existenz zweier Vacuolen scheinen der Regel nach die Pulsationen abwechselnd einzutreten, so dass die eine Vacuole im Ausdehnen begriffen ist, während die andere zusammensinkt[7]), doch konnte Cienkowsky[8]) gelegentlich gleichzeitige Contraction beider Vacuolen in Palmellaceen beobachten.

Auf obige kurze Mittheilungen über den sichtbaren Verlauf der Pulsationen müssen wir uns beschränken, da eine nähere Einsicht in die Ursachen und die Bedeutung dieser Pulsationen noch nicht gewonnen ist und die ohnedies noch nicht geklärten Beobachtungen an contractilen Vacuolen animalischer Organismen um so weniger als Maassstab genommen werden können, als auch bei diesen Organismen vielleicht nicht in allen Fällen dieselbe Mechanik thätig ist. Nach den Beobachtungen von Zenker, Rossbach[9]), Engelmann[10]) wird während der Systole aus gewissen animalischen Organismen Flüssigkeit nach aussen hervorgetrieben, und so ist es möglich, dass solches auch in vegetabilischen Organismen geschieht. Directe Beobachtungen fehlen aber und behauptet kann ein solches Hervortreiben nicht werden, da die aus der Vacuole austretende Flüssigkeit im Protoplasma imbibirt oder anderweitig im Innern des Körpers untergebracht werden könnte. Letzteres ist möglicherweise bei Gonium und Chlamydomonas der Fall, da in diesen nach Cohn[11]) die pulsirenden Vacuolen mit einem grösseren, unterhalb derselben befindlichen, wasserhelle Flüssigkeit führenden Raum in Verbindung stehen dürften. Vielleicht wird auch die von der einen

---

1) Nach Fresenius cit. bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 12.

2) Nach Cienkowsky (Bot. Ztg. 1865, p. 22) kann sich das Volumen der Vacuole vor dem Zusammenfallen zunächst etwas verkleinern.

3) Bot. Ztg. 1865, p. 22. 4) Strasburger und Dodel-Port, l. c.

5) Cohn, Nov. Acta Acad. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 196.

6) Cienkowsky, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 329.

7) Auch bei Vorhandensein von 3 Vacuolen fand Cohn in den Contractionen eine gewisse Alternation eingehalten.

8) Bot. Ztg. 1865, p. 22.

9) Die rhythmischen Bewegungserscheinungen d. einfachsten Organismen 1872, p. 5, Separatabz. aus Verhandlg. d. Würzburger physik.-med. Gesellschaft. — Anderweitige Literatur ist hier citirt.

10) Zur Physiologie d. contractilen Vacuolen der Infusionsthiere, 1878.

11) Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 118. — Nach Cohn (l. c., p. 117) erscheint zuweilen mit der Systole vorübergehend im Protoplasma ein strahlenartiges System von Kanälchen.

ene Flüssigkeit von der andern, in Diastole befindlichen Vacuole aufge-n es sich nicht allgemein um solchen Austausch wässriger Flüssigkeit .a zwe. .acuolen auch gleichzeitig sich contrahiren können und manche Organis-l Vacuole besitzen.

solcher Sachlage ist begreiflicherweise auch unbekannt, ob die nächsten mecha-Ursachen der Contraction in Veränderungen im Zellsaft oder im Protoplasma, inem Zusammenwirken beider liegen. Auf eine active Betheiligung des Zell-o wohl auf eine Variation der osmotischen Leistung in diesem, deuten Trübungen ..., die nach Cohn[1]) in jeder Vacuole von Gonium pectorale vor der Contraction sich einstellen, doch ist nicht ausgeschlossen, dass etwa gesteigerte Druckwirkung seitens des Protoplasmas oder veränderte Filtrationsfähigkeit der die Vacuole umgrenzenden Plasmamembran oder vermehrte Wasseranziehung des übrigen Protoplasmas mitwirkende oder auch entscheidende Factoren werden. Ueberhaupt handelt es sich zur Erzielung von Systole und Diastole um einen Antagonismus betheiligter Factoren, so gut wie in den Staubfäden der Cynareen, deren Zellen in Folge eines Contactreizes plötzlich, unter Ausstossung von Wasser, sich verkleinern und g[illegible]falls nun allmählich auf den früheren Zustand zurückkehren. Auch in diesem Falle wird Wasser aus den früher erörterten Gründen (II, § 52) aus dem Zellsaft ausgestossen, und analoge Gründe könnten auch in den autonomen Pulsationen der Vacuolen mitwirken, gegen welche in jedem Falle Spannungen im Protoplasma als Druckkraft wirken müssen, um ein Hervorschiessen des wässrigen Inhaltes zu erzielen, der übrigens nicht jedesmal gänzlich entfernt werden muss, denn u. a. bei Gonium pectorale wird nach Cohn (l. c., p. 200) eine Vacuole durch die Systole nur sehr erheblich verkleinert. Da die vorhandenen pulsirenden Vacuolen sich nicht gleichzeitig contrahiren, ferner auch nur bestimmte, nicht aber alle in einem Organismus vorhandenen Vacuolen Pulsationen ausführen, muss offenbar immer nur local die zu einer Contraction nöthige Constellation von Ursachen herbeigeführt werden.

Wenn, was ja nicht immer zutrifft, die Vacuole in einer Contraction der Wahrnehmung ganz entzogen wird, so muss doch entweder ein zur Wiederaufnahme von Flüssigkeit geeigneter Raum präformirt bleiben oder wenigstens die bezügliche Stelle in besonderer Weise zur Neubildung einer Vacuole geeignet sein, die mit der Diastole wieder allmählich an der früheren Stelle zur Ausbildung kommt. Gleich mit dem Sichtbarwerden erscheint hierbei die Vacuole, wie überhaupt Wassertropfen im Protoplasma, scharf abgegrenzt, um weiterhin allmählich zu wachsen, doch wird vielleicht auch im Pflanzenreich ein Wachsthum durch Zusammenfliessen einzeln auftretender Tröpfchen noch gefunden, welches Rossbach an einer Amöbenart beobachtete.

Eine periodisch wiederkehrende Volumabnahme von Vacuolen geht auch in Closterium lunula und einigen anderen Desmidiaceen vor sich, indem die Vacuolen sich jedesmal in demjenigen Zellende verkleinern, in welchem sich jeweils das Protoplasma vorwiegend ansammelt[2]), so dass also jedenfalls ein genetischer Zusammenhang mit der Protoplasmabewegung besteht.

Der Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Contraction der Pulsationen der Vacuolen in vegetabilischen Organismen ist noch nicht näher untersucht, doch geht aus den Beobachtungen Rossbach's an animalischen Organismen hervor, dass Thätigkeit und Frequenz der Pulsation von Sauerstoff und Temperatur in analoger Weise abhängig sind, wie anderweitige Bewegungsvorgänge, dass ferner wasserentziehende Mittel[3]) die Frequenz der Contractionen in den verkleinerten Vacuolen herabsetzen. Erwähnt mag noch werden, dass nach Rossbach mässige elektrische Einwirkungen die Schwingungen von Wimpern, nicht aber die Pulsation der Vacuolen sistirten, während diese durch gewisse Alkaloide zum Stillstand kamen, welche die Wimperbewegung fortdauern liessen. Es geht also hieraus hervor, dass Pulsation der Vacuolen und Wimperbewegung nicht denselben Vorgängen entspringen; übrigens können auch an den zur Ruhe gekommenen Schwärmsporen die Pul-

1) Nov. Acta Acad. Caesar. Leopold. 1854, Bd. 24, 1, p. 194.

2) De Bary, Unters. über d. Familie d. Conjugaten 1858, p. 39 u. 43; Schumann, Fl. 1875, p. 66.

3) Cohn (l. c., p. 201) beobachtete, dass pulsirende Vacuolen durch Plasmolyse bis Verschwinden contrahirt werden können.

sationen der Vacuolen noch einige Zeit fortdauern[1]), doch hörte nach Dodel[2]) an Zoosporen von Ulothrix mit den letzten zuckenden Bewegungen der Cilien auch die Pulsation der Vacuolen auf.

Welchen Zwecken im Leben des Organismus die Pulsationen der Vacuolen dienen, bleibt noch zu ermitteln. Möglich, dass diese Bewegungen, wie Cohn[3]) annimmt, Bedeutung für Zufuhr und Vertheilung von Sauerstoff, Nährstoffen u. s. w. haben. Doch mag denselben in gegebenen Fällen auch noch andere Bedeutung zufallen, und vielleicht helfen sie in manchen Organismen bei der Vorwärtsbewegung, da Engelmann (l. c.) in Chilodon propellens, einem Infusionsthierchen, mit jeder Contraction der Vacuole ein stossweises Forttreiben des offenbar durch den Rückstoss des ausgetriebenen Wassers bewegten Organismus beobachtete.

Kapitel IX.

Erzeugung von Wärme, Licht und Elektrizität in der Pflanze.

Abschnitt I. Wärme.

§ 85. Den Pflanzen kommt nicht, wie warmblütigen Thieren, eine Wärmeregulation zu, vielmehr fällt und steigt ihre Körpertemperatur, analog wie die kaltblütiger Thiere, mit der Wärme des umgebenden Mediums. Von der Temperatur dieses kann aber die Temperatur des Pflanzenkörpers mehr oder weniger abweichen und zwar im positiven oder negativen Sinne, je nachdem erwärmende oder abkühlende Ursachen überwiegen, die entweder in der inneren Thätigkeit des Organismus oder in äusseren Verhältnissen begründet sind.

In allen Pflanzen ist ein wärmeerzeugender Process, die Athmung, thätig, durch welche freilich die Körpertemperatur der meisten Pflanzen in nur geringem, einiger Pflanzentheile aber auch in erheblichem Grade gesteigert werden kann. Diese Wärmeproduction ist an den Eingriff des Sauerstoffs gekettet, mit dessen Ausschluss die intramoleculare Athmung nur minimale Temperaturerhöhung in allen nicht gährungserregenden Pflanzen erzeugt, während in gährenden Flüssigkeiten, auch bei Abschluss des Sauerstoffs, erhebliche Erwärmung erzielbar ist. Der einzige wärmebildende Vorgang in der Pflanze muss nicht gerade die Athmung sein, denn im Allgemeinen sind ja alle Processe von Wärmetönung begleitet, und eine Erwärmung oder Abkühlung kann herauskommen, je nachdem die Resultante aus den einzelnen Actionen, aus Lö-

1) Vgl. Cienkowsky, Bot. Ztg. 1865, p. 23; Strasburger, Ueber Zellbildung u. Zelltheilung 1875, p. 157.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 185.

3) Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 118.

sungswärme, Mischungswärme, Verbindungswärme, überhaupt der Summe der Arbeitsleistungen, positiv oder negativ ausfällt. Einen positiven Werth hat eben die Resultante aus den im Athmungsprocess zusammengreifenden Vorgängen, doch entsteht bekanntlich auch bei Imbibition organisirter Körper eine nennenswerthe Erwärmung (I, p. 26). In wie weit andere Actionen in der Pflanze Wärme binden oder produciren, ist, abgesehen von der Transpiration, noch nicht empirisch bestimmt, indess ist z. B. nicht zu bezweifeln, dass in der Wasserbewegung durch Reibung freie Wärme erzeugt werden kann.

Unter den wärmebindenden Vorgängen in der Pflanze ist von Bedeutung und in ihrem Erfolge zu bemessen die Wasserverdampfung, durch welche erreicht wird, dass, abgesehen von den besonders ansehnlich Wärme producirenden Organen, die Temperatur der Pflanze hinter der umgebenden Luft zurückbleibt und diese erst nach Unterdrückung der Transpiration übertrifft.

Mit Unterdrückung der Transpiration scheinen in allen thätigen Pflanzentheilen die wärmebildenden Processe in so weit zu überwiegen, dass eine gewisse, oft allerdings sehr geringe Erwärmung zu Stande kommt. Der Grad der Erwärmung eines Pflanzenkörpers über das umgebende Medium ist freilich wieder von mannigfachen Umständen abhängig, von denen hier nur die Wärmeabgabe nach aussen, sei es durch Leitung oder Strahlung, erwähnt werden soll; in II. § 88 ist noch weiter auf einige Factoren hingewiesen, welche für die als Gleichgewichtszustand erreichte Körperwärme Bedeutung haben.

Bei gleicher Wärmeproduction im Inneren stellt sich die Körpertemperatur natürlich um so höher, je mehr die Wärmeabgabe nach aussen erschwert ist. In dieser Hinsicht sind deshalb, der verringerten Oberfläche halber, massige Organe im Vortheil, und ein Zusammenhäufen von Pflanzentheilen, so wie eine Umkleidung mit schlechten Wärmeleitern, muss eine gesteigerte Erwärmung zur Folge haben. In der That ist auf diese Weise eine erhebliche Erwärmung über die Lufttemperatur auch mit solchen Pflanzentheilen zu erhalten, die isolirt, trotz unterdrückter Transpiration, Eigenwärme kaum oder nicht erkennen lassen. Da nun in solcher zusammengehäuften Masse die Temperatur im Allgemeinen von aussen, d. h. von der ausstrahlenden Oberfläche ab, nach Innen zunimmt, so befinden sich die in verschiedener Entfernung vom Mittelpunkt untergebrachten Pflanzentheile in einem ungleich temperirten Medium, über dessen Temperatur sie sich der producirten Eigenwärme und der Wärmeabgabe entsprechend erheben. Nun ist [illegible] er die Wärmeproduction, wie die Athmung und andere Thätigkeit in der Pflanze, von der Temperatur der Umgebung abhängig, und falls die im Centrum angehäuften Pflanzentheile in einer günstigeren Temperatur sich befinden, wird in ihnen eine höhere Erwärmung über die nächste Umgebung erreicht werden, als in den weiter auswärts im Haufen situirten Theilen. Sobald übrigens ein Pflanzentheil wärmer als seine Umgebung ist, wird in diese Wasserdampf getrieben, der sich an den Wandungen des Aufnahmegefässes condensirt und naturgemäss eine gewisse Depression der Eigenwärme herbeiführt.

Zur Demonstration der Wärme[illegible] in zusammengehäuften Keimlingen, Blüthen, Blättern [illegible] eignet sich der in Fig. [illegible] dargestellte Apparat, welcher zugleich die Ab[illegible]

1) Zur Ermittlung der Wärme[illegible] wurde die Zusammenhäufung angewandt von Göppert, Ueber Wärmeentwickelung in der lebenden Pflanze 1832, p. 10.

gigkeit der Wärmeproduction von der Sauerstoffaufnahme darzuthun gestattet. Nachdem in den, je nach Bedürfniss grösser oder kleiner zu wählenden Glasballon *a* das Thermometer *b* luftdicht eingesetzt ist, wird das Glasgefäss mit den Untersuchungsobjecten gefüllt und in die untere Oeffnung ein Zuleitungsrohr eingepasst. Treibt man nun mittelst eines bei *c* wirkenden Aspirators in der durch die Pfeile gekennzeichneten Richtung einen langsamen Strom dampfgesättigter Luft durch den Apparat, so können leicht Erwärmungen

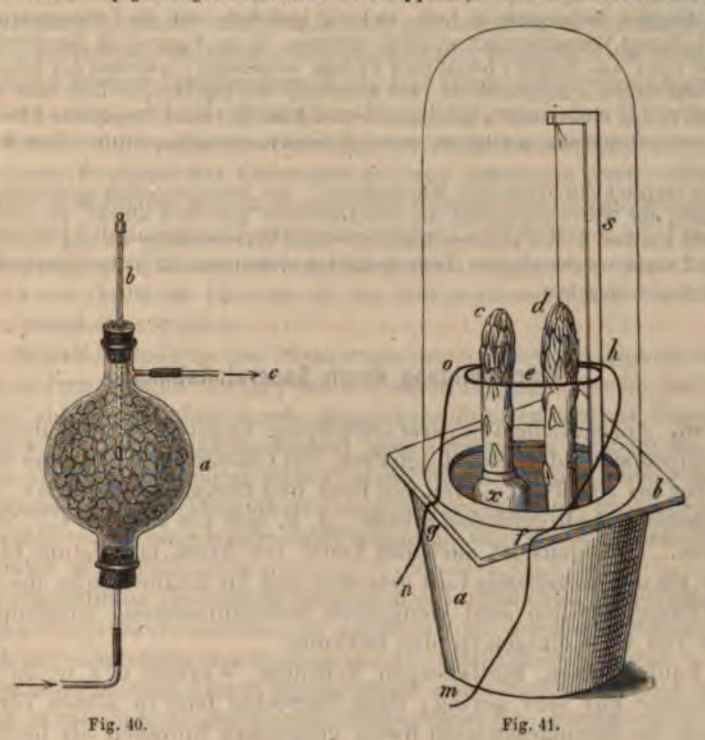


Fig. 40. Fig. 41.

um einige Grade mit Blüthen, Keimlingen etc. erhalten werden, insbesondere wenn das Gefäss nicht zu klein gewählt und mit Baumwolle umwickelt wird. Die Temperatur sinkt aber baldigst, wenn durch einen Strom von Wasserstoffgas die Luft verdrängt wird. Handelt es sich nur darum, die Erwärmung darzuthun, so kann man den Tubulus bei *c* offen lassen und das Gefäss auf einen Glascylinder setzen, der etwas Kalilauge enthält. Auf diese Weise wird ein zur Versorgung mit Sauerstoff genügender Luftstrom unterhalten. Um die Abhängigkeit der Temperaturerhöhung von der Lebensthätigkeit darzuthun, empfiehlt es sich, ein zweites, gleichartiges Gefäss mit durch Erhitzen auf 100° C. getödteten Keimlingen, Blüthen etc. zu füllen, denen man zur Vermeidung von Bakterienbildung Salicylsäure zusetzt, oder auch zwei Apparate mit lebenden Objecten zu beschicken und durch den einen Luft, durch den anderen Wasserstoff zu leiten. — Mit diesem Apparat, natürlich bei Verschluss des unteren Tubulus, lässt sich auch die Wärmebildung in gährenden Flüssigkeiten darthun.

Zum Nachweise der Temperaturerhöhung in den sich stärker erwärmenden Blüthen von Aroideen u. s. w. reicht schon das Anlegen einer Thermometerkugel aus, der man nöthigenfalls zur Einführung der Versuchsobjecte die Form einer doppelwandigen Glocke geben lassen kann.

Zur Ermittlung geringerer Erwärmung an einzelnen Pflanzentheilen ist Thermoelektricität anwendbar, deren sich van Beek und Bergsma[1]), dann Dutrochet[2]) bedienten. Von

1) Observat. thermo-électriques sur l'élévation d. température d. fleurs d. Colocasia, 1838.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 5. Eine erste Mittheilung ebenda

Die thatsächlich producirte Wärmemenge, die natürlich auch entspreche sichtigung der Wärmecapacität der Pflanzentheile erfordern würde, ist noch ermittelt worden.[1] Ein sicheres Maass für diese Wärmemenge vermag die vo diesem Zwecke vorgeschlagene Bestimmung des in dampfgesättigte Luft getrieben dampfs kaum zu geben.

Wärmebildung durch Sauerstoffathmung.

§ 86. Ansehnliche Temperaturerhöhung findet in dem blühend der Aroideen statt, der, isolirt gehalten, bei Colocasia odora (Arum co von Huber bis zu 30° ? C., von van Beek und Bergsma bis zu 22° C. v die umgebende Luft gefunden wurde, d. h. sich bis $49^1/_2$° (? C.), re erwärmte. Uebrigens ist auch die Keule von Arum maculatum bis wärmer als die umgebende Luft getroffen und für Blüthentheile aus e deren Pflanzenfamilien sind wenigstens verhältnissmässig ansehnlic mungen von 1 bis einigen Graden bekannt.

In Laubsprossen, Blattknospen, Früchten, Wurzeln u. s. w. ist d mung immer nur sehr gering, denn Dutrochet fand in seinen Vers einzelnen, im dampfgesättigten Raum gehaltenen Sprossen als höchs mung einen Temperaturüberschuss von 0,34° C. (bei Euphorbia lat jedenfalls nicht viel höher ausgefallen sein würde, wenn, was ni scheinlich, die Transpiration gänzlich unterdrückt gewesen wäre. B halt in gewöhnlicher Luft reichte die Abkühlung durch Transpiratio die Temperatur der Sprosse merklich unter die der Umgebung herabz während die genannte Erwärmung der Aroideen sich in nicht dampf Luft einstellt. Jene Resultate mit Sprossen erhielt Dutrochet, als Löthstelle der thermoelektrischen Nadel in einem lebenden Spross, d mit Papier umwickelt, sich in Luft befand; war aber letztere in einen

gelnder Eigenwärme und zugleich stärkerer Transpiration todter Pflanzentheile in nicht dampfgesättigter Luft leicht verständlich ist.

In schon verholzten, auch in manchen krautigen Sprossen, konnte Dutrochet überhaupt keine Eigenwärme mit seiner Methode finden, doch muss dieses eine Folge zu geringer, durch ganz schwache Wasserverdampfung allenfalls compensirter Erwärmung gewesen sein, da beim Zusammenhäufen für alle bis dahin untersuchten lebenden Objecte das eingesenkte Thermometer eine Temperaturerhöhung im Inneren des Haufens anzeigte. Der Grad der Erwärmung ist dann von der Menge des zusammengehäuften Materiales, von der Umgebung mit schlechten Wärmeleitern u. s. w. abhängig, eine Temperaturerhöhung von 10° C. und mehr kann übrigens bei Verwendung einer grösseren Menge von Keimlingen, jungen Laubblättern u. s. w. erreicht werden. Bei höherer Lufttemperatur vermag die Temperatursteigerung im Innern des Haufens so weit zu gehen, dass eine Tödtung der Pflanzen herbeigeführt wird; übrigens sind auch am isolirten Spadix von Aroideen bis nahe an die Tödtungstemperatur reichende Erwärmungen beobachtet worden.

Da die Wärmebildung in der Pflanze von der Athmungsthätigkeit abhängig ist, steigt und fällt jene mit dieser, wie die unten mitgetheilten Beobachtungen an Aroideen, sowie die Erfahrungen mit anderen Blüthen und mit Keimpflänzchen lehren. Die Wärmebildung kommt aber durch den Eingriff des Sauerstoffs in den Athmungsprocess zu Stande, denn durch intramoleculare Athmung wird, abgesehen von Gährthätigkeit, auch in angehäuften Massen so wenig Wärme erzeugt, dass eine minimale Erwärmung nur bei besonderer Sorgfalt zu erkennen ist (II, § 87).

Die Wärmebildung durchläuft denn auch eine ähnliche grosse Periode wie die Athmung (I, p. 350), und wie in Aroideen die grösste Erwärmung annähernd mit der ausgiebigsten Athmung zusammenfällt, fand Dutrochet [1]), dass in der Nähe der Gipfelknospe, also in jugendlichen und lebhaft athmenden Stengeltheilen, die eingestochene thermoelektrische Nadel die ansehnlichste Temperaturerhöhung anzeigte, welche in den älteren Stengeltheilen allmählich bis zu nicht mehr messbaren Werthen herabsank. Ein genaues Zusammenfallen von Athmungscurve und Erwärmungscurve werden indess kritische Untersuchungen voraussichtlich nicht ergeben, denn die factische Erwärmung ist von verschiedenen, mit der Entwicklung der Pflanzentheile veränderlichen Umständen abhängig, u. a. von der im Verhältniss zur Masse verringerten Oberfläche, der Wärmeleitungsfähigkeit, der Vermehrung abgestorbener Elementarorgane in älteren Pflanzentheilen u. s. w. So wenig wie die Athmungscurve hält die Erwärmungscurve mit der grossen Periode der Zuwachsbewegung gleichen Schritt, denn während Keimpflanzen, Blätter u. s. w. in schnell wachsenden Phasen maximale Erwärmung zeigen, erreicht diese in Aroideen, auch wohl manchen anderen Blüthen, ihren höchsten Werth, nachdem das Maximum der Zuwachsbewegung bereits durchlaufen ist.

Ist die Athmungsintensität für die Erwärmung wesentlich entscheidend, so kann doch ein genauer Parallelismus zwischen beiden beim Vergleich verschiedener Objecte nicht erwartet werden, wie aus schon angedeuteten Gründen

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 44.

nen ist. Im Grossen und Ganzen darf man freilich erwarten, r sonst gleichen äusseren Bedingungen ein energisch athmender Pflan- ine höhere Erwärmung als eine andere, weniger ausgiebig athmende e bietet, und die Erfahrungen an dem Spadix von Aroideen lehren, dass auch eine besonders grosse Menge von Sauerstoff im Athmungsprocess mirt (vgl. I, p. 351). Ferner zeigt die relativ nur geringe Erwärmung higer Stengel, von Früchten u. s. w., dass die massige Entwicklung des ix ein für dessen relativ hohe Erwärmung wesentlich entscheidender Factor ist.

Wenn auch durch empirische Erfahrungen nicht zu erweisen, ist doch kaum erwarten, dass von der in dem Athmungsprocess disponibel werdenden Energie in allen Fällen ein gleicher Bruchtheil in Wärmebewegung umgesetzt wird, die freilich in der Pflanze wieder zur Erzeugung von Wasserdampf, also zur Arbeitsleistung benutzt werden kann, so dass, wie früher erwähnt (II, § 1), die durch Transpiration unter die Lufttemperatur abgekühlte Pflanze durch Ausgabe von Wärme einen Verlust von Arbeitskraft nicht erfährt, der natürlich den über die Lufttemperatur sich erwärmenden Objecten unvermeidlich ist.

Mit Herabdrücken der Lebensthätigkeit nimmt im Allgemeinen die Wärme- duction ab, so mit Erniedrigung der Temperatur, die eine Verminderung der mung herbeiführt. Dem entsprechen auch die in dieser Hinsicht angestellten uche. J. Schmitz[1]) fand u. a. für die um eine Thermometerkugel gestellten pen von Aesculus hippocastanum bei 19,18° C. Luftwärme einen Temper- überschuss von 0,63° C., während bei Erniedrigung der Temperatur auf 5 —6° C. das von den Knospen umgebene Thermometer sich auf die Lufttempe- ratur einstellte. Für die um eine Thermometerkugel angehäuften Weizenkeim- linge beobachtete Saussure[2]) bei 11° C. Lufttemperatur eine Temperaturerhöh- ung von 1,1° C., bei 15° C. eine solche von 1,4° C., und analoge Beziehungen ergibt der an Aroideen u. s. w. beobachtete Temperaturüberschuss nach den von Hoppe[3]) und früheren Forschern mitgetheilten Resultaten.

Näher zu ermitteln ist noch die Selbsterwärmung bei höheren Wärmegra- den, denn jene muss nicht nothwendig eine gleiche Curve wie die bis gegen die Tödtungstemperatur zunehmende Athmung liefern. Nach Saussure[4]) soll sogar in den Blüthen von Cucurbita melo-pepo bei Erwärmung über 15— 20° C. die Selbsterwärmung abnehmen, und eine solche fanden Vrolik und de Vriese[5]) im Spadix von Colocasia odora verschwunden, als die Luftwärme 30° C. erreicht hatte, doch ist nicht zu ersehen, ob dieses Resultat nicht etwa durch die mit der Wärme relativ gesteigerte Transpiration in diesen, in nicht dampf- gesättigtem Raume angestellten Versuchen erreicht wurde. Eine solche Ab- kühlung durch vermehrte Wasserverdampfung wird im Freien allerdings ein gewisses Schutzmittel bieten, um eine Selbsterwärmung zu vermeiden, die eine

1) Ueber die Eigenwärme d. Pflanzen, Dissertation, 1870, p. 22.

2) Mémoires de Génève 1833, Bd. 6, p. 251.

3) Beobachtungen an Colocasia odora, in Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Akad. 1879—81, Bd. 41, Pt. I, p. 239.

4) Annal. d. chim. et d. physique 1822, Bd. 21, p. 298.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 5, p. 140. Aehnliche Beobachtung an den Blüthen von Victoria regia theilt Caspary (Flora 1856, p. 219) mit.

Selbsttödtung von Pflanzentheilen herbeiführen könnte. Auch ist nicht zu sagen, welche Umstände es veranlassen, dass, wie Hoppe (l. c., p. 239) fand, bei plötzlichen Schwankungen der Lufttemperatur im Temperaturgang des Spadix von Colocasia odora besondere Unregelmässigkeiten bemerklich wurden.

Innerhalb der grossen Curve der Selbsterwärmung macht sich eine tägliche Periodicität dieser bemerklich, die sowohl an Blüthen, als auch an Sprossen und Früchten beobachtet wurde, jedoch in den einen Objecten ansehnlicher als in den andern ist und z. B. von Dutrochet[1]) in einer Pflaume vermisst wurde, während sie die Frucht von Solanum lycopersicum aufzuweisen hatte. Die maximale Erwärmung wurde immer am Tage, in Morgen-, Mittag- oder Abendstunden vorgefunden, so dass die Curve einen gerade entgegengesetzten Gang wie die tägliche Periodicität der Zuwachsbewegung befolgt, mit der übrigens die Erwärmungsperiodicität, so weit die keineswegs ausreichenden Beobachtungen ein Urtheil gestatten, gemein hat, dass sich specifische und individuelle Unterschiede hinsichtlich der Lage der Maxima zeigen. Da nach den Beobachtungen Dutrochet's an Sprossen die tägliche Periodicität der Erwärmung im Dunkeln einige Zeit mit nachlassender Amplitude fortdauert, um endlich zu verschwinden, dürfte es sich wohl, wie in der sich analog verhaltenden täglichen Periodicität der Wachsthums- und Bewegungsvorgänge, um einen durch den Beleuchtungswechsel inducirten Vorgang handeln.

Die tägliche Periodicität der Erwärmung im Spadix der Aroideen ist durch die Untersuchungen von Vrolik und de Vriese[2]), van Beek und Bergsma[3]), Dutrochet (1840 l. c.), Brogniart[4]), Romer[5]), Hoppe[6]) sicher gestellt, die freilich nicht alle im gleichen Maasse kritisch ausgeführt und beweisend sind. Auch war in manchen dieser Versuche die Lufttemperatur ziemlichen Schwankungen unterworfen, doch macht sich auch dann die tägliche Periodicität im Gange des Temperaturüberschusses bemerklich, der für geringere Differenzen der Lufttemperatur, innerhalb der für die Vegetation günstigen Wärmegrade, nicht erhebliche Unterschiede bietet. Nachstehend ist ein Auszug aus den Beobachtungen van Beek's und Bergsma's am Spadix von Colocasia odora (Arum cordifolium, Alocasia indica Schott) mitgetheilt (l. c., Tableau D). Die Pflanze befand sich in einem Zimmer, die aus Stahl und Platina componirten thermoelektrischen Nadeln waren zwischen den sterilen, resp. fertilen männlichen Blüthen eingestossen. (Tabelle s. umstehend.)

Die tägliche Amplitude der Eigenwärme ist, wie die Tabelle zeigt, in der Region der sterilen Blüthen ansehnlicher als in der der fertilen Blüthen. Abgesehen von dem ersten Beobachtungstage fallen dabei für beide die Maxima in Nachmittagsstunden, treten jedoch nicht immer zu derselben Zeit ein. Eine ähnliche Lage des Erwärmungsmaximums zeigen auch die mit Thermometern von Vrolik und de Vriese (1839, l. c.) und von Hoppe (l. c.) an Colocasia odora[7]) angestellten Beobachtungen. Es gilt dieses auch für einen Versuch von

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 81. — Die Beobachtungen Dutrochet's an Pilzen (l. c., p. 85) sind nicht entscheidend.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 5, p. 142, u. ebenda 1839, II sér., Bd. 11, p. 77.

3) Observat. thermoélectriques sur l'élevation de température d. fleurs d. Colocasia odora, 1838.

4) Nouvell. Annales d. Muséum d'histoire naturelle 1843, Bd. 3, p. 153.

5) Mittheilg. d. naturw. Vereins von Neu-Vorpommern u. Rügen 1870, p. 51.

6) Nova Acta d. Leopold.-Carol. Akad. 1879—80, Bd. 41, p. 199.

7) Huber (Journal de physique 1804, Bd. 59, p. 281) fand das Maximum 7 Uhr Morgens, doch ist auf diese im Freien und bei veränderlicher Temperatur angestellte Beobachtung kein Gewicht zu legen.

Zeit	[L]ufttemperatur °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den fertilen männlichen Blüthen °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den sterilen männlichen Blüthen °C.	Zeit	Lufttemperatur °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den fertilen männlichen Blüthen °C.	Temperaturüberschuss gegenüber der Luft in den sterilen männlichen Blüthen °C.
Sept.				21. Sept.			
½ Vorm.	18,1	**14,7**	7,4	9½ Nachm.	15,3	3,5	3,1
2 Nachm.	17,8	11,1	**10,6**	22. Sept.			
3 »	17,8	10,1	9,1	6½ Vorm.	14,7	2,6	2,2
5 »	17,5	11,1	6,1	10 »	15,0	2,6	2,2
7 »	17,2	10,8	5,5	1 Nachm.	16,1	5,1	7,9
9 »	17,2	9,7	5,3	2 »	16,2	**5,5**	12,1
11 »	16,9	9,6	5,1	2½ »	16,4		**20,2**
21. Sept.				3 »	16,2	4,3	16,2
5½ Vorm.	16,1	5,9	5,1	4 »	16,2	2,6	8,4
7 »	16,1	8,1	4,3	7 »	16,1	2,2	2,2
8½ »	16,1	8,7	5,1	23. Sept.			
10 »	16,1	9,7	4,9	8 Vorm.	15,3	1,0	1,3
12 »	16,1	9,7		12 »	17,5	2,0	5,3
1 Nachm.	16,1	**9,9**		1 Nachm.	17,8	2,0	7,9
2½ »	16,0	8,4	6,6	2 »	17,8	**2,2**	**11,1**
5 »	15,7	6,4	**14,7**	3 »	17,8	1,4	9,1
6 »	15,7	6,0	9,2				
						Erwärmt sich am folgenden Tag nicht mehr.	Erreicht am folgenden Tag Mittags 12 Uhr Maximum mit [illegible] °C.

Vrolik und de Vriese, in welchem der Spadix in reinem Sauerstoff unter einer Glocke ge-halten wurde, und Transpiration in dem dampfgesättigten Gase unterdrückt war.

Für den Blüthenstand von Arum italicum wurde von Dutrochet (l. c.) das Erwärmungs-maximum gleichfalls nicht immer genau in denselben Stunden, und bei verschiedenen In-dividuen sowohl in Morgen- als späten Nachmittagsstunden gefunden. Auch tritt das Maxi-mum nicht genau zu derselben Zeit in verschiedenen Zonen desselben Spadix ein. In den nach Dutrochet's Methode am Blüthenstand von Philodendron pinnatifidum Schott ange-stellten Messungen fand Romer in zwei aufeinanderfolgenden Tagen das Erwärmungsmaxi-mum zwischen 9 und 10 Uhr Abends.

In den mit Hülfe thermoelektrischer Nadeln von Dutrochet (l. c., p. 44) an Sprossen verschiedener Pflanzen angestellten Beobachtungen lag das Maximum in den im dampfge-sättigten Raum gehaltenen Pflanzen zwischen 10 Uhr Morgens und 3 Uhr Nachmittags. Ich beschränke mich darauf, zur Charakterisirung der Lage des Maximums einige Zahlenwerthe mitzutheilen, die mit einem abgeschnittenen blühenden Stengel von Euphorbia lathyris gewonnen wurden, der am 4. Juni Abends in Wasser gestellt worden war. (Tab. s. p. 4[illegible])

Die Beobachtungen von J. Schmitz[1]) an Knospen von Aesculus hippocastanum deuten gleichfalls auf ein Maximum, ohne ein solches zweifellos zu markiren.

Bei Aufenthalt von Topfpflanzen im Dunkeln fand Dutrochet mit dem Verschwinden der täglichen Erwärmungsperiode einen messbaren Temperaturüberschuss in den Sprossen nicht mehr, der sich bei Aufenthalt im Lichte aber wieder in der frühern Weise herstellt. Dieses Erlöschen der täglichen Periodicität tritt nach unserem Autor schneller in höhern

1) Ueber die Eigenwärme d. Pflanzen 1870, p. 20.

Zeit		Temperatur-überschuss gegenüber Luft °C.	Temperatur der Luft °C.
5. Juni	6 Vorm.	0,09	16,8
	1 Nachm.	**0,34**	17,5
	9 »	0,015	17,0
	10 »	0,00	17,0
6. Juni	6 Vorm.	0,00	16,2
	12 »	0,15	17,1
	1 Nachm.	**0,18**	17,2
	2 »	0,12	17,4
	8 »	0,00	16,8

Zwischen 10 Abends und 6 Morgens wurden keine Beobachtungen angestellt.

als in niederer Temperatur, übrigens in spezifisch ungleicher Weise ein. So fand Dutrochet die tägliche Erwärmungsperiode erloschen in Lactuca sativa am zweiten Tag, in Campanula medium am vierten Tag, in Cactus flagelliformis am zwölften Tag des Aufenthalts im Dunkeln.

Eine nähere Aufhellung dieser täglichen Periode der Erwärmung ist noch nicht versucht. Aus den mitgetheilten Thatsachen lässt sich jedenfalls entnehmen, dass die Ursache nicht in Transpiration, die ohnedies im Licht gesteigert wird (I, p. 148), ferner nicht in Assimilationsthätigkeit liegen kann, da auch die Keule der Aroideen eine ausgezeichnete Tagesperiode bietet. In wie weit vielleicht eine Senkung der Athmungsthätigkeit im Dunkeln (vgl. I, p. 376) die Ursache des Herabgehens der Eigenwärme während der Nacht wird, lässt sich nicht beurtheilen, denn eine solche Senkung ist selbst bei gleich bleibender Production von Wärme möglich, wenn gleichzeitig in der Pflanze wärmebindende Prozesse sich in vermehrtem Grade einstellen. Man könnte in dieser Hinsicht an das in der Nacht gesteigerte Wachsthum denken, doch kann in diesem nicht allein die Ursache im Spadix der Aroideen hängen, der in fast ausgewachsenem Zustand eine erhebliche Tagesperiode der Temperatur ergibt.

Aroideen. Die Erwärmung von Pflanzentheilen wurde von Lamarck[1]) am Blüthenstand von Arum maculatum entdeckt. In der Folge wurde dann die Wärmebildung der Aroideen vielfach untersucht, so ausser von den schon genannten Forschern u. a. noch von Senebier[2]), Göppert[3]), Garreau[4]). Die maximale Erwärmung, welche, wie schon mitgetheilt, sehr hohe Werthe erreichen kann, ist durchgehends auf nur kurze Zeit beschränkt, da die grosse Curve sehr steil verläuft und die Tagesperiode zudem das Maximum auf eine oder einige Stunden einschränken hilft. In jungen, noch ganz unentfalteten Blüthenständen ist nach den Beobachtungen Dutrochet's u. A. die Erwärmung nicht oder nicht viel höher als in anderen Pflanzentheilen. Die Blüthentheile selbst erwärmen sich in ungleichem Maasse, die Spatha erreicht einen nur mässigen Temperaturüberschuss, und wie aus der II p. 408 mitgetheilten Tabelle zu ersehen, erreicht bei Colocasia odora die Zone der sterilen Staubgefässe eine wesentlich höhere Eigenwärme als die fertilen Staubgefässe. Uebereinstimmend hiermit sind die von Vrolik und de Vriese an derselben Pflanze angestellten Beobachtungen, und auch nach den Erfahrungen an anderen Aroideen, insbesondere nach den von Dutrochet (l. c., p. 71) mit Arum maculatum angestellten Versuchen, scheint analoges Verhalten Regel, jedoch auch die nackte Keule zu hoher Erwärmung befähigt zu sein. Die Zone der weiblichen Blüthe erwärmt sich relativ weniger. Dutrochet fand u. a. für diese gegenüber der Luft einen Temperaturüberschuss von 1,4° C., während derselbe in den männlichen

1) Flore française 1878, Bd. 2, p. 538.
2) Physiologie végétale 1800, Bd. 3, p. 314.
3) Ueber Wärmeentwicklung in d. lebenden Pflanze 1832, p. 25. — Auch Hasskarl, Flora 1847, p. 463.
4) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 255.

u 4,9, in der Keule bis zu 8,25° C. betrug. Uebrigens erreichen die einzelnen nicht gleichzeitig ihr Wärmemaximum (vgl. Tab. II, p. 408)[1] und so erklären sich widersprechende Angaben, die auf Grund eines einmaligen Vergleichs der Temperat schiedener Theile des Blüthenstandes gemacht sind. Ohne solche Versuche einer Kr unterziehen, sei hier noch bemerkt, dass die maximale Erwärmung in Keule und St fässen der Aroideen kurz vor oder nach dem Verstäuben der Antheren beobachtet

In der Keule findet die hauptsächlichste Erwärmung in den peripherischen Ge lagen statt. Als Huber (l. c., p. 283) diese bei Colocasia odora um eine Thermomete gruppirte, fand er eine sehr erhebliche Eigenwärme, während das dem isolirten i Gewebecylinder angedrückte Thermometer die Temperatur der Luft anzeigte. Ein an Resultat erhielten mit derselben Pflanze Vrolik und de Vriese[2], die eine Keule der nach spalteten und die Thermometerkugel der Schnittfläche, resp. der Aussenfläche anl Ebenso stand das vermittelst eines Bohrlochs in der Mitte der Keule eingeführte Th meter nur auf 4,5° C., während das der Oberfläche anliegende 10° C. anzeigte. E guten Wärmeleitung der Metalle dürfte übrigens mit eingesteckten thermoelektri Nadeln immerhin annähernd die maximale Erwärmung der peripherischen Gewe messen sein, mit denen ohnedies in den meisten Fällen die Löthstellen in Contact gest haben dürften.

Blüthen mancher anderer Pflanzen zeigen gleichfalls eine relativ ansehnliche E wärme. So konnte Saussure[3] in den frei in Luft befindlichen Blüthen von Cucurbita nonia radicans und Polianthes tuberosa eine Temperaturerhöhung messen, während diesen Umständen die Blüthen verschiedener anderer Pflanzen hinter der Lufttemp zurückblieben. In diesen Versuchen benutzte Saussure eine Art Luftthermometer, d Kugel den Blüthentheilen angelegt wurde, während die Verschiebung des im engen befindlichen Wasser- oder Alkoholtröpfchens die Ausdehnung der Luft anzeigte. I Index durchlief bei einer Erwärmung der abgesperrten Luft um 1° C. einen Weg von In Uebereinstimmung mit den Aroideen zeigte das in die männlichen Blüthen von Cu bita melo-pepo eingeführte Thermoskop 4—5° C., das in die weiblichen Blüthen gest ungefähr nur 2/3 dieser Temperatur an. In den Blüthen von Bignonia und Polianthes b die Temperaturerhöhung nur Bruchtheile eines Grades.

Eine ansehnliche Wärmebildung beobachtete Caspary[4] in den Blüthen von Vic regia, in welcher das der Narbenscheibe angelegte Thermometer gegenüber der Luft Temperaturüberschuss von 3,0 bis 8,1° R., das zwischen die Staubgefässe geführte T mometer 6,4—11,1° R. zeigte. Dieser Ueberschuss stieg sogar auf 8,7—12,2° R., als Thermometerkugel zwischen die am ansehnlichsten sich erwärmenden Antheren geb war, während die Staminodien und Blumenblätter nur geringere Erwärmung erga Die ansehnlichste Temperaturerhöhung tritt wohl allgemein in der geöffneten Blüthe doch scheinen schon in den Blüthenknospen die Sexualorgane relativ viel Wärme zu wickeln. Dutrochet[5] fand nämlich in Blüthenknospen von Rosa centifolia, Papaver s niferum, Paeonia officinalis, während diese im dampfgesättigten Raum gehalten wa eine Temperaturerhöhung erst dann, wenn die thermoelektrische Nadel durch die Blüt hüllblätter hindurch bis in das Ovarium geführt war.

Ansehnlichere Temperaturerhöhung in Blüthen wird noch angegeben von Bory de Vincent[6] für Pandanus utilis und Cannaceen (aus dem Schmelzen von den Staubgefässen gelegter Cacaobutter erschlossen), von C. H. Schulz[7] für Cactus grandiflorus und Pa tium maritimum, von de Vriese[8] für Cycas circinalis, von Poisson[9] für Dion edule.

Andere Pflanzentheile. Aus den Messungen Dutrochet's (l. c., p. 44) an isolirt, jed

---

1) Die meisten Aroideen sind proterogyn; H. Müller, Befruchtung d. Blumen durch Insecten 1873, p. 72.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 5, p. 139 u. 145.

3) Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 296.

4) Flora 1856, p. 215.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 13, p. 81.

6) Journal de physique 1804, p. 289.

7) Die Natur d. lebendigen Pflanze 1828, p. 185.

8) Nach Unger, Anatomie 1855, p. 404.

9) Bullet. d. l. soc. bot. d. France 1878, Bd. 25, Nr. 3.

in dampfgesättigter Luft gehaltenen Pflanzentheilen mögen hier noch einige Zahlenangaben Platz finden, welche die mittelst Thermoelektrizität (vgl. II, p. 403) gefundene maximale Temperaturerhöhung (gegenüber der Lufttemperatur) angeben.

Stengelsprosse von	Zeit des Maximums	Beobachteter maximaler Temperaturüberschuss °C.	Lufttemperatur während des Maximums °C.
Rosa canina	10 Vorm.	0,21	22,0
Allium porrum	11 »	0,12	23,8
Euphorbia lathyris	12 »	0,34	17,5
Papaver somniferum	1 Nachm.	0,21	20,4
Campanula medium	2 »	0,31	16,2
Lactuca sativa	3 »	0,09	21,8

Die Versuche sind an in Wasser stehenden, abgeschnittenen Sprossen angestellt, in denen übrigens allmählich die Eigenwärme abnimmt.

In unreifen Früchten von Solanum lycopersicum und Persica vulgaris beobachtete Dutrochet (l. c., p. 83) einen Temperaturüberschuss von 0,06° C., resp. 0,08° C., während die reifen Früchte die Temperatur der Luft zeigten. Ebenso fand unser Autor in Wurzeln und Rhizomen keine Eigenwärme. Eine solche wurde indess in Hutpilzen des Genus Agaricus, Boletus und Lycoperdon, und zwar als höchster Temperaturüberschuss 0,45° C. in Boletus aereus gefunden.

Mittelst Zusammenhäufen konnte Göppert[2]) eine Erwärmung in Stengeln, Blättern, Brutzwiebeln, Früchten, Keimpflanzen etc. constatiren, und hiernach entwickeln alle Pflanzentheile Eigenwärme[3]). Das in 1 Pfund junger Pflanzen von Spergula arvensis eingeführte Thermometer zeigte u. a. eine Temperaturerhöhung von 9° R. an (Lufttemperatur 16,5° R). Bei Verwendung von 1 bis 3 Pfund trockener Samen ergaben die daraus erzogenen Keimlinge im Maximum einen Temperaturüberschuss: bei Erbsen 6,4° R., bei Klee 13,8° R. (Lufttemperatur 10,7—13,6° R). Keimpflanzen oder auch Blüthen, z. B. von Rheum, Umbelliferen, oder Blüthenköpfchen von Compositen, sind geeignete Objecte, um die Wärmebildung in zusammengehäuften Pflanzentheilen (vgl. II. p. 403) zu demonstriren. Natürlich kann auf diese Weise auch mit Blüthenständen von Arum eine ansehnliche Erwärmung erreicht werden.

Die Abhängigkeit der Erwärmung von der Sauerstoffathmung wurde schon von Huber[4]) angenommen, der ein Erlöschen der Eigenwärme fand, als er den Blüthenstand von Colocasia odora mit Oel oder Honig bestrich. Näher hat dann Saussure[5]) dargethan, dass mit dem Consum von Sauerstoff die Erwärmung steigt und fällt, dass demgemäss die Blüthenstände von Arum zur Zeit ihrer höchsten Erwärmung den meisten Sauerstoff consumiren, und der Verbrauch dieses Gases in der nur wenig sich erwärmenden Spatha geringer ist. Ebenso beobachtete dieser Forscher, wie früher (I, p. 351) mitgetheilt, den

1) An Lycoperdon giganteum beobachtete Eigenwärme Mac Nab (Bot. Ztg. 1873, p. 560).

2) Ueber Wärmeentwicklung i. d. Pflanze 1832. — Derartige Versuche stellten auch an Saussure, Mémoires d. Genève 1833, Bd. 6, p. 33; Wiesner (Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 135).

3) Es ist unverständlich, wie selbst an Aroideen von Göppert (Ueber Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 186) negative Resultate erhalten werden konnten. Uebrigens hat bald darauf (1832) Göppert seinen Irrthum verbessert.

4) Journal. d. physique 1804, p. 284.

5) Annal. d. chim. et d. phys. 1822, Bd. 21, p. 283. Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1840, II sér, Bd. 13, p. 6) sieht die Erwärmung als eine nothwendige Folge der Athmung an. — Während des Verlaufs der Blüthezeit verschwindet endlich die zuvor reichlich in der Blüthenstandsachse von Arum vorhandene Stärke (Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 293).

… Sauerstoffconsum in den entfalteten Blüthen von Cucurbita etc., also in E… …ungsphasen, in welchen die ansehnlichste Selbsterwärmung eintritt.



Fig. 42 (nach Garreau). Die undurchsichtige Taffethülle ist in der Zeichnung als durchscheinend behandelt.

In folgender Tabelle ist ein Versuch Garreau's[1] … Arum italicum mitgetheilt, in welchem gleichzeitig die … wärmung und der stündliche Sauerstoffconsum besti… wurde. Durch den Tubulus der kleinen graduirten Glo… (a in Fig. 42), war ein Thermometer b geführt, das der K… des von der Spatha befreiten und in die Eprouvette c ei… setzten Blüthenstandes von Arum italicum angelegt war. K… und Thermometer waren von der Taffethülle d in der du… die Figur angezeigten Weise umschlossen. Zur Absorp… der Kohlensäure war mit Kalilauge die Wandung der Glo… bestrichen, welche in die mit Wasser gefüllte Schale e einges… wurde. Aus dem Steigen des Wassers in der Glocke w… der consumirte Sauerstoff berechnet. In dem mitgethei… Versuche begannen die Beobachtungen am 9. Juni um 4 … Nachmittags; Lufttemperatur 20° C. (Tabelle s. unten.)

In diesen 6 Beobachtungsstunden wurden also 470 c… Sauerstoff consumirt, während in den folgenden 18 Stund… in denen die Eigenwärme des Blüthenstandes nur gering w… 300 ccm Sauerstoff verbraucht werden. Dass der höhe… Erwärmung ein grösserer Sauerstoffverbrauch entspric… zeigt sich auch, wenn aus obigem und zwei weiteren… ähnlicher Weise ausgeführten und gleichfalls auf 6 Stun… ausgedehnten Versuchen Garreau's die pro Stunde sich … gebenden Mittelwerthe für Eigenwärme und Sauerstoffco… sum, das Volumen des Blüthenstandes = 1 gesetzt, verg… chen werden.

Beobachtungszeit	Temperaturüberschuss der Keule °C.	Mitteltemperatur pro Stunde °C.	Verbrauchter Sauerstoff ccm	Volumen des Blüthenstandes = 1 gesetzt, sind folgende Multipla von 0 verbraucht ccm
4 Nachm.	2,5			
		3,5	45	10,0
5 »	4,5			
		6,1	70	15,5
6 »	7,7			
		8,6	95	21,1
7 »	9,5			
		10,2	140	31,1
8 »	11,5			
		9,8	85	18,9
9 »	8,5			
		5,7	35	7,7
10 »	3,0			

1) Mittlerer Temperaturüberschuss = 5,5° C., verbrauchter O pro Stunde = 16,1.
2) » » = 6,1° C., » » » = 16,2.
3) » » = 7,3° C., » » » = 17,2.

Für gekeimte Samen ist aus einigen Versuchen Saussure's[2]) und Wiesner's[3]) zu e… nehmen, dass im Allgemeinen mit der Intensität der Athmung die Erwärmung steigt.

Mit Ausschluss des Sauerstoffgases sank die Temperatur, wie Vrolik und de Vries[4]

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III ser., Bd. 16, p. 250.

2) Mémoir. d. Génève 1833, Bd. 6, p. 251. 558.

3) Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 135.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1839, II sér, Bd. XI, p. 79. Diese Autoren fanden auch, wie leicht verständlich, dass in einem abgesperrten Cylinder mit dem Consum des Sauerstoffs die Temperatur des Blüthenstandes von Colocasia allmählich abnahm (Ebenda 1840, II sér, Bd. 14, p. 360).

in den mit Colocasia odora in Stickgas ausgeführten Experimenten fanden, auf die Wärme der umgebenden Luft. Wie äusserst gering die durch intramoleculare Athmung in Keimlingen etc. entwickelte Wärme ist, ergibt sich aus den im folgenden Paragraph mitgetheilten Versuchen.

In wie weit der Temperaturüberschuss von gesteigerter partiärer Pressung des Sauerstoffs abhängig ist, muss noch mit Rücksicht auf das Verhältniss zwischen partiärer Pressung des Sauerstoffs und Athmungsintensität (I, p. 373) näher untersucht werden. Vrolik und de Vriese[1]) fanden allerdings den in Sauerstoff gehaltenen Spadix von Colocasia odora bis zu 5° C. wärmer, als den in Luft gehaltenen Blüthenstand, doch wirkte offenbar auf diesen die Wasserverdampfung in höherem Grade abkühlend, als auf den anderen, in dampfgesättigtes Sauerstoffgas gebrachten Blüthenstand. Uebrigens führt nach J. Schmitz[2]) die Verdrängung der Luft durch Sauerstoffgas eine merkliche Temperaturerhöhung der Knospen von Aesculus hippocastanum herbei.

Quellende Samen erwärmen sich zunächst merklich durch die Verdichtung des Imbibitionswassers (I, p. 26), um dann auch Wärme durch die bald beginnende Athmungsthätigkeit zu produciren. Demgemäss stieg in Versuchen Wiesner's[3]) mit der Wasserzufuhr die Temperatur quellender Samen, um nun zunächst wieder abzunehmen, weiterhin aber allmählich zu dem von der Athmung abhängigen Hauptmaximum sich zu erheben.

Gelenke von Mimosa. Einer näheren Aufhellung bedarf noch das Verhalten der Bewegungsgelenke von Mimosa pudica, die nach Bert[4]) kälter als die Stengeltheile, und die diesen gleich temperirte Luft sind, in einer Reizbewegung sich aber ein wenig erwärmen, ohne die Temperatur des Stengels zu erreichen. Diese Erwärmung mag wohl durch Umsatz von mechanischer Arbeit (Wasserströmung etc.) in Wärmebewegung zu Stande kommen, während die niedere Temperatur der Gelenke vielleicht, wie Bert meint, auf einen Wärme consumirenden Process in den Gelenken hindeutet. Eine Folge von Transpiration kann hier nicht wohl vorliegen, da Bert dieses Verhalten auch an den unter einer Glocke gehaltenen Pflanzen fand; ferner dürften elektrische Ströme in der Pflanze die Ursache nicht sein, da die fragliche Differenz auch gefunden wurde, wenn zwischen die Pflanzentheile und die thermoelectrische Nadel Seidenpapier gebracht war. Die Höhe der Temperaturdifferenz ist nicht anzugeben, da Bert die Graduirung des angewandten Apparates (zur Messung der Thermoelektricität diente ein sehr empfindlicher Multiplicator) versäumte.

Wärmebildung durch intramoleculare Athmung.

§ 87. Während durch den ausgedehnten Stoffumsatz in der Gährung die Flüssigkeit einen erheblichen Temperaturüberschuss gewinnen kann, wird ausserdem bei Ausschluss des Sauerstoffs durch intramoleculare Athmung eine so geringe Menge freier Wärme gebildet, dass dieselbe erst bei besonderer Sorgfalt von Eriksson[5]) nachgewiesen werden konnte. In reinem Wasserstoffgas ergaben nämlich gegenüber todten Objecten zusammengehäufte Keimlinge, Blüthen und Früchte nur einen Temperaturüberschuss von 0,1—0,3° C.[6]), während unter gleichen Bedingungen dieselben Pflanzentheile bei Zufuhr von Luft sich hoch erwärmten. So zeigten in Wasserstoffgas Keimlinge von Cannabis sativa einen

---

1) L. c. 1839, p. 77. 2) Ueber d. Eigenwärme d. Pflanzen 1870, p. 51.

3) Versuchsstationen 1872, Bd. 15, p. 138.

4) Mémoires d. l'Académie d. Bordeaux 1870, Bd. 7, p. 43. Eine kurze Mittheilung Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 895.

5) Diese Beobachtungen sind mittlerweile publicirt in Unters. aus d. botan. Institut in Tübingen 1881, Heft 1, p. 105.

6) Pasteur's Angabe, dass sich Früchte und fleischige Wurzeln durch intramoleculare Athmung erheblich erwärmen, sind jedenfalls irrig (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1056, Étude s. l. bière 1876, p. 261).

aturüberschuss von 0,1° C., der mit dem Durchleiten der Luft in ·
-ui 4,6° C. stieg, für Keimlinge von Raphanus sativus wurde die bez
wärme ohne und mit Sauerstoff zu 0,2, resp. 5,7° C., für Keimlir
Arum maculatum zu 0,3° C., resp. 16,5° C. gefunden. Eine geringe Eigen
trat aber in allen Versuchen bei gänzlichem Mangel des Sauerstoffs ein,
Geringfügigkeit dieses Temperaturüberschusses lässt sich aber nicht entsc
ob ein bestimmtes Verhältniss zwischen der mit und ohne Sauerstoff err
Temperaturerhöhung besteht. Die Resultate sprechen übrigens eher d
doch wurde wenigstens ein Temperaturüberschuss von 0,3° C. nur mit
von Arum maculatum erreicht, die bei Zuleitung von Luft die höchste
wärme unter allen Versuchsobjecten entwickelten.

Bei Alkoholgährung tritt so ansehnliche Erwärmung ein, dass in
einer 10procentigen Zuckerlösung, bei allerdings lebhafter Gährung, ein
raturüberschuss von 3,9° C. von Eriksson beobachtet wurde. Der nach
den Gährung halber begann die Erwärmungscurve nach Erreichung eine
mums wieder zu fallen. Ohne Gährthätigkeit verhält sich die Hefe wie
Pflanzen, wie Versuche ergaben, in denen mit etwas (nicht vergährur
gem) Milchzucker versetzte, breiartige Hefe die Füllmasse von Hohlkü
aus Papier bildete, die analog wie Keimlinge behandelt wurden. In
stoffgas wurde jetzt ein Temperaturüberschuss von 0,2° C. erhalten,
1,2° C. beim Durchleiten von Luft sich steigerte.

War auch nicht daran zu zweifeln, dass die schon lange bekannte Erwärmu
Alkoholgährung bei Ausschluss von Sauerstoff zu Stande kommt, so wurde
strenge Nachweis erst durch Versuche Eriksson's geliefert, in denen Luft gänzli
schlossen war. Ein Durchleiten von Luft durch die sauerstofffreie, in einem
500 ccm fassenden Glasballon befindliche Gährflüssigkeit brachte eine merkliche
mung nicht zu Wege, doch können kleine Differenzen allerdings in der Versuchsa
entgangen sein. Dieses Resultat ist offenbar Folge des geringen Einflusses, den Durc
auf die Gährthätigkeit einer an sich gährtüchtigen Hefe hat (I, p. 368). Die Erw
entstammt der Spannkraft, die disponibel wird, wenn Zucker in Alkohol und Koh
zerspalten wird. Nach einer annähernden Berechnung von Fitz[1]) würde die bei
rung einer 18procentigen Zuckerlösung actuell werdende Energie ausreichen,
Flüssigkeit um 21° C. zu erwärmen, wenn jeder Wärmeverlust nach Aussen ve
wäre[2].

Voraussichtlich wird auch in den Spaltpilzgährungen bei Ausschluss des Sa
Wärme producirt, doch sind bestimmte Untersuchungen in dieser Richtung ni
geführt[3].

Die Versuche Eriksson's mit Keimlingen etc. sind in dem Fig. 40 (II, p. 403) abg
Apparate ausgeführt, indem nach Verdrängung der Luft durch Wasserstoff das Zu
rohr mit Quecksilber gesperrt wurde und so der sich intramolecular bildenden Koh
den Austritt gestattete, während die Zuleitung bei *c* gänzlich geschlossen war. Di
Einstellung der Temperatur in den Apparaten wurde erreicht, indem ein mit to
ein mit lebenden Objecten gefülltes Gefäss unter einer Glocke sich befanden, ir

1) Bericht d. chem. Gesellschaft 1873, Bd. 6, p. 57. Ueber die zu beachtenden,
bindenden und wärmeerzeugenden Prozesse ist diese Arbeit zu vergleichen, ferne
Theorie d. Gährung 1879, p. 55, u. Ueber Wärmetönung bei Fermentwirkung in S
d. Bair. Academ. 1880, p. 129.

2) Brefeld (Landwirth. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 300) erwähnt Temperaturerhöhu
Gährflüssigkeit um 12—15 Grad.

3) Popoff (Botan. Jahresb. 1875, p. 286) spricht von geringer Erwärmung
Sumpfgasgährung.

Temperatur genügend lange vollkommen constant gehalten wurde. Von kleinen Mengen Sauerstoff, die allenfalls in den Versuchsobjecten zunächst verblieben, kann die geringe Erwärmung nicht herrühren, da dieselbe sich Tage lang constant erhielt, um weiterhin, mit dem Nachlassen der Kohlensäureproduction, zu sinken. Dieses, und der sorgfältige Schluss der Apparate garantiren auch, dass nicht etwa dauernd von Aussen zutretende geringe Mengen Sauerstoff die Erwärmung verursachten.

Die Temperatur des Pflanzenkörpers unter normalen Bedingungen.

§ 88. Die Temperatur des Pflanzenkörpers hängt in erster Linie von äusseren erhältnissen ab, unter denen, ausser der Luft-, resp. Wassertemperatur, die In-lation als erwärmender Factor, Transpiration und Wärmeverlust durch Leitung nd Strahlung als abkühlende Factoren eine hervorragende Rolle spielen. Diese nd andere Factoren influiren aber nicht in derselben Weise auf verschiedene flanzentheile, und so wird der Regel nach die Wurzel anders als der Stamm, n beschatteter Ast anders als ein besonnter Ast temperirt sein. Damit wird ber wieder zwischen den ungleich erwärmten Gliedern ein Wärmeaustausch irch Leitung und durch Wasserströmung erzielt, der für den Temperatur-istand eines Pflanzentheils mehr oder weniger ins Gewicht fallen kann.

Ein zarter Pilzfaden wird natürlich verhältnissmässig schnell die Tempe-tur des umgebenden Mediums annehmen, während sich auf diese ein massi-r Baumstamm nur langsam einstellt und unter constanten äusseren Verhält-ssen einen Gleichgewichtszustand erreicht, in welchem u. a. die Wärme-gabe nach der kälteren Wurzel und die Abkühlung durch Zufuhr kühleren 'assers aus dem Boden mehr oder weniger mitwirkende Factoren sind. Bei m stetigen Wechsel der äusseren Bedingungen bildet sich natürlich ein sta-onärer Temperaturzustand im Pflanzenkörper nicht aus.

Von abkühlenden Ursachen ist schon in den vorigen Paragraphen die 'asserverdampfung genannt, welche zumeist die Eigenwärme der Pflanzen-eile eliminirt und ein mit allen den für die Transpiration maassgebenden, neren und äusseren Ursachen veränderlicher Factor ist. Da in der Transpi-tion der umgebenden Luft Wärme entzogen wird, so erfolgt eine Abkühlung eser, welche auch durch directe Messungen verschiedentlich constatirt wurde. e Verzehrung von Kohlensäure, überhaupt der Gastausch, hat gleichfalls einen wissen, doch im Allgemeinen weniger bedeutungsvollen Einfluss auf den mperaturzustand des Pflanzenkörpers.

Durch Besonnung werden insbesondere massigere Pflanzentheile sehr oft her als die blanke Kugel des Thermometers erwärmt. So stieg u. a. in Ver-chen Askenasy's[1]) das zwischen die Blätter von Sempervivum alpinum ge-hrte Thermometer bis 52° C. (Schattentemperatur 28,1° C.), während das den solirten Blättern von Gentiana cruciata angepresste Thermometer nur 35° C. zeigte, und diese Temperatur ergab sich auch, als die Thermometerkugel

1) Bot. Ztg. 1875, p. 441. In Experimenten Rameaux's (Annal. d. scienc. naturell. 43, II sér, Bd. 19, p. 21) zeigte das mit seiner Kugel in einen besonnten dünnen Ast ge-ckte Thermometer 33° C., bei directer Insolation der Kugel aber 24° C. an. In einem schon keren Pflaumenbaum fand Becquerel (Compt. rend. 1858 Bd. 47, p. 717) bei Insolation eine mperatur von 37° C.

asen dicht gedrängt wachsender Aubrietia deltoidea gefül
...tpflanzen kommen also der Tödtungstemperatur nahe Tem
:u : e, und diese würden vielleicht factisch erreicht werden
t durch e mit der Erwärmung steigende Transpiration eine sch
ühlung erzielt würde. Diese ist relativ ansehnlicher an weniger
Pflanzenblättern, die einmal deshalb und auch der gegenüber dem
grösseren, wärmeausstrahlenden Oberfläche halber eine niedere Tempe
der Sonne annehmen.

Ausserdem kommen für die Erwärmung durch Insolation Färbun
lung, Behaarung der Blätter und andere Factoren in Betracht, die mit B
diesen Gegenstand noch keiner umfassenden Untersuchung unterworf
Dass ein verhältnissmässig hoher Procentsatz der zugestrahlten Wärme
Pflanzenblättern absorbirt wird, geht aus den Untersuchungen N. J. C. M
hervor, in denen, nach der Wirkung auf eine Thermosäule beurthei
schiedene Baumblätter 0,4 bis 0,5, der von einer Petroleumflamme aus
ten Strahlen passiren lassen.

Eine Abkühlung der Pflanzentheile führt die Ausstrahlung von
herbei, durch welche, wie Wells[2]) und Boussingault[3]) fanden, die Tem
des Rasens um 7—8° C. niederer als die der Luft ausfallen kann. Eine
gehende Temperaturerniedrigung kommt übrigens nur in heiteren Näch
bei relativ trockner Luft zu Stande, da Wolken oder Nebel, bis zu ei
wissen Grade schon der Wärmestrahlen absorbirende, unsichtbare Wasse
die Wärmestrahlung gegen den kalten Weltenraum vermindert, inde
Umstände, natürlich auch künstlich erzeugter Rauch, gleichsam
schützendes Gewand wirken. Durch solche Abkühlung können al
Pflanzen bei einer Lufttemperatur über Null geschädigt werden (II,
anderseits aber wird durch diese Abkühlung, die bekanntlich nur in
Nächten reichliche Thaubildung veranlasst[4]), welche, hinsichtlich der
zufuhr, insbesondere für Pflanzen trockner Standorte bedeutungsvoll i
durch die mit der Condensation des Wasserdampfs verbundene Erw
einer allzuweit gehenden Abkühlung der Pflanzentheile vorgebeugt.

Die Wasserbewegung in der Pflanze hat natürlich Einfluss auf den
raturzustand, erniedrigt z. B. die Temperatur eines Stammes, wenn
den Wurzeln nach den Blättern beförderte Wasser kühler als die
Rameaux[5]) fand dem entsprechend einen insolirten Stamm, in welch
Wasserstrom sich zu den transpirirenden Blättern bewegte, im
um 10° C. kühler; als einen anderen Stamm, dessen Aeste getödtet

1) Botan. Untersuchung. 1877, Bd. I, p. 233. Vgl. auch dieses Buch Bd. I, p. 2
Maquenne, Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 1357 u. 1878, Bd. 87, p. 943; Emery,
scienc. naturell. 1873, V sér, Bd. 17, p. 195.

2) Annal. d. chim. et d. physique 1817, Bd. 5, p. 196;

3) Boussingault, Landwirthschaft, übers. von Graeger 1851, II. Aufl. p. 401, u. A
Chim. agricole u. Physiol. 1861, Bd. 2, p. 380. Vgl. ferner Tyndall, Fragmente a.
wissenschaften, übers. v. Helmholtz 1874, p. 232, und Maquenne, Compt. rend. 1875
p. 1357.

4) Ausser den oben citirten Schriften vgl. Jamin, Naturforscher 187

5) Annal. d. scienc. naturell. 1843, II sér, Bd. 19, p. 23. Dahin gehört auch die
tung Th. Hartig's (Botan. Jahresb. 1874, p. 760), dass mit der Entfaltung der Kn
Temperatur im Innern des Stammes sinkt.

waren. Zwischen beiden stellte sich aber eine fast übereinstimmende Temperatur her, als dem zuvor belaubten Stamme die Aeste genommen wurden.

Die Wärmefortpflanzung in der Pflanze ist von der Leitungsfähigkeit der Wandungen, der Massenbewegung von Wasser und Gasen, der Gestaltung und Vereinigung der Elementarorgane und noch verschiedenen anderen Umständen abhängig [1]). Abgesehen von äusseren Rindeschichten, wird es sich im Allgemeinen um trockene Wandungen im Inneren der Pflanze nicht handeln, in welchem allerdings lebendige und luftführende todte Elementarorgane vereint zu sein pflegen. In trockenem, sowie in wasserdurchtränktem Holze scheint der Regel nach, auch ohne Mitwirkung eines Wasserstromes, die Wärme besser in longitudinaler, als in transversaler Richtung geleitet zu werden. Dieserhalb wird im Allgemeinen im Winter, während die Transpiration unterdrückt ist, das Innere des Stammes nicht ganz so tief als die Luft abgekühlt werden, indem von den im wärmeren Boden befindlichen Wurzeln aus Wärme zugeleitet wird. Doch wird hiermit eine merkliche Erwärmung dünner Stammtheile und Aeste kaum noch erzielt werden.

Auch das feuchte Holz ist nur ein mässig guter Wärmeleiter, und deshalb dauert es längere Zeit, bis die Wärme in das Innere eines Baumes vordringt. So trat z. B. in Versuchen Hartig's [2]) die von der gesteigerten Tagestemperatur herrührende maximale Temperaturerhöhung im Grunde eines 20 cm tiefen Bohrlochs einer Eiche erst gegen Mitternacht, in einem 4 cm tiefen Bohrloch gegen 6 Uhr Abends ein.

Versuche über die Wärmeleitungsfähigkeit trockenen Holzes wurden von de la Rive und de Candolle [3]), Tyndall, Knoblauch [4]) und Sowinsky [5]) angestellt. Letzterer operirte ausserdem mit angefeuchtetem und mit frischem Holz. In letzterem Falle waren in grösseren Prismen aus frischem Holz in bestimmten Abständen Bohrlöcher angebracht, in die Quecksilber und ein Thermometer gebracht wurde, in anderen Versuchen dieses und der anderen Forscher kam Senarmont's Methode in Anwendung, welche auf das Fortschreiten des Schmelzens eines Wachsüberzugs von einem erwärmten Punkt aus basirt. Sowinsky fand das Verhältniss der Wärmeleitungsfähigkeit in transversaler und longitudinaler Richtung zwischen 1 : 1,15 (Querus robur) und 1 : 1,43 (Carpinus betulus). Die Differenz scheint der Regel nach um so grösser zu sein, je besser ein Holz die Wärme leitet.

Sowinsky hat sowohl Hölzer gefunden, die im feuchten, als andere, die im trocknen Zustand die Wärme besser leiten. Im feuchten Zustand sollen im Allgemeinen die Hölzer mit geringerem spezifischen Gewicht ein besseres Wärmeleitungsvermögen besitzen. Mit dem Alter tritt nach Sowinsky sowohl Vermehrung, als Verminderung der Leitungsfähigkeit ein. — Die Rinde erwies sich durchgehends gegenüber dem Holz als schlechterer Wärmeleiter.

Es kann nun nicht die Aufgabe sein, hier näher zu discutiren, wie sich unter den in der Natur gebotenen, stets wechselnden Verhältnissen die Temperatur im Pflanzenkörper gestaltet; übrigens stimmen mit den thatsächlichen Erfahrungen [6]) die Schlussfolgerungen, welche aus den Combinationen der wesentlich

---

1) Vgl. auch Bd. I, p. 22.

2) Bot. Jahresb. 1873, p. 508. Anderweitige Beobachtungen und fernere Literatur bei Göppert, Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 160.

3) Annal. d. Physik u. Chem. 1828, Bd. 14, p. 590.

4) Ebenda 1858, Bd. 105, p. 623.

5) Bot. Jahresb. 1875, p. 773.

6) Aeltere Literatur bei Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 687, u. Göppert, Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 138. — Von anderer Literatur nenne ich Rameaux,

u. a. die Temperatur eines in das Innere geführten Thermometers bis au
herabgehend in einem Winter, in welchem häufig die Lufttemperatur
bis 22° C. sank. Die Gründe, welche das Stamminnere im Sommer ge
unter der Lufttemperatur halten, sind schon vorhin mitgetheilt worde

Abschnitt II. **Production von Licht.**

§ 89. Die Fähigkeit, Lichtstrahlen auszusenden, ist bis dahin nu
zelne niedere Organismen mit Sicherheit bekannt, doch dürfte die Zahl
spiele durch weitere Nachforschungen sicher noch vermehrt werden.
heimischen Pilzen leuchtet Rhizomorpha, die nunmehr durch R. Hart
Mycelgeflecht von Agaricus melleus erkannt ist, und dieses Myceliu
sacht das schon im Alterthum beobachtete Leuchten des Holzes. Wäl
Fruchtkörper von Agaricus melleus nicht leuchtet, sendet gerade
manchen anderen Hutpilzen Licht aus, so bei dem am Fusse alter Stä
Oliven und anderen Bäumen in Südeuropa vorkommenden Agaricus
an dem besonders die Lamellen, jedoch gelegentlich auch Hut und St
phoresciren [1]. In wärmeren Ländern scheinen verschiedene leuchtend
vorzukommen [2], so nennt Rumph [3] den auf Amboina wachsenden
igneus Rumph, Gaudichaud [4] den auf Manila beobachteten Agaricus n
Lev., Gardner [5] den Agaricus Gardneri (Brasilien), und Drummond [6] fan
holland verschiedene, nicht näher bestimmte Hutpilze, die Licht au
Ferner sind nach Pflüger [7] Bacterien die Ursache des Leuchtens, das

l. c., Hartig, Bot. Jahresb. 1873, p. 507, u. 1874, p. 760; Ebermayer Die physik
kung d. Waldes auf Luft u. Boden 1873, Bd. 1, p. 119; Breitenlohrer, Bot. Ztg. 18

1) Das Leuchten dieses Pilzes wurde im vorigen Jahrhundert von Batarra en
bei Ludwig, Ueber die Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes. Dissertation 1874. p.

Fleisch von Fischen und anderen Thieren zuweilen bietet. Auch ist hier eine in Schleim eingebettete, ungefärbte Oscillaria anzureihen, die Meyen[1]) einst reichlich als leuchtende Masse im atlantischen Ocean beobachtete. Weiter dürften nach Ehrenberg[2]) Diatomeen des Genus Chaetoceras und Discoplea zu Lichtentwicklung befähigt sein.

Die Lichterscheinung gleicht am meisten dem Leuchten des Phosphors im Dunkeln, und wie an diesem, kann man an Rhizomorpha und Agaricus olearius ein Auf- und Abwallen beobachten, das zuweilen bis zu zeitweisem Erlöschen sich steigert. An diesen beiden Pilzen ist die Lichtentwicklung immerhin ausreichend, um auf einige Entfernung hin bemerkbar zu sein, und auf eine Distanz von etwa 1000 Schritt konnte ich in dunklen Nächten noch das Licht stark leuchtender Exemplare von Agaricus olearius wahrnehmen. Gardner gibt sogar an, dass er bei dem von einigen Exemplaren des Agaricus Gardneri ausgesandten Lichte habe lesen können.

Das Licht dieses Agaricus Gardneri hat nach dem oben genannten Autor einen grünlichen, das von Agaricus igneus nach Rumph einen bläulichen Ton, der vielleicht auch dem jedenfalls nicht auffallend gefärbten Licht von Rhizomorpha und Agaricus olearius zukommt. Es dürften also wohl gewiss in demselben alle Strahlen des sichtbaren Spectrums vertreten sein, doch mögen immerhin die blauen und stärker brechbaren Strahlen dominiren, welche nach Ludwig[3]) allein in dem von Rhizomorpha ausgesandten Licht vorhanden sein sollen.

Die Lichtentwicklung ist durchaus an die Lebensthätigkeit gekettet, erlischt mit dem Leben und den Eingriffen, welche nur vorübergehend die Thätigkeit sistiren. Insbesondere bedürfen alle bis dahin untersuchten Organismen, Rhizomorpha[4]), Agaricus olearius[5]) und auch die Fleisch leuchtend machenden Bacterien[6]) des Sauerstoffs zur Lichtentwicklung, die also von der normalen Athmungsthätigkeit abhängig ist. In der That fällt auch das Leuchten der Pilze mit Entwicklungsstadien zusammen, in denen die Athmung sehr energisch ist. Fabre[7]) fand u. a., als er den Hut von Agaricus olearius in Sauerstoffgas brachte, dass ein leuchtendes Individuum in 36 Stunden bei 12° C. für 1 g Pilzsubstanz 4,41 ccm Kohlensäure producirte, während nur 2,88 ccm in derselben Zeit von einem nicht leuchtenden Exemplar gebildet wurden, doch producirten in einem anderen, bei niederer Temperatur angestellten Versuche ein leuchtendes und ein

1) Physiologie 1838, Bd. 2, p. 202.

2) Die das Funkeln und Aufblitzen d. Mittelmeeres bewirkenden unsichtbaren kleinen Lebensformen 1874, p. 3. (Aus Festschrift d. Gesellschaft naturf. Freunde in Berlin.)

3) L. c., p. 23. Der geringen Lichtstärke halber sind Täuschungen bei spectroskopischer Prüfung schon möglich. Agassiz' Meinung, das von faulendem Holz ausgehende Licht sei mittelst des Prismas nicht zu zerlegen, ist jedenfalls irrig (Ludwig, l. c.). — Das Licht von Lampyris und Pyrosoma liefert nach Secchi (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 321) ein fortlaufendes Spectrum, in welchem die rothe und violette Zone nur schwach hervortreten.

4) Nees von Esenbeck, Nöggerath u. Bischoff in Nova Acta d. K. Leopold.-Carol. Academ. 1823, Bd. 11, Thl. 2, p. 667, 694. Dass für Leuchten des Holzes Luftzutritt nöthig ist, constatirten übrigens schon Boyle, Dessaignes (Journal d. physique et d. chimie 1809, Bd. 59, p. 29) und Pl. Heinrich (die Phosphorescenz d. Körper 1811, p. 334).

5) Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV sér, Bd. 4, p. 190.

6) Pflüger, l. c. p. 223. 7) L. c., p. 193.

les Exemplar ungefähr gleiche Kohlensäuremengen. Au
sse S ing der Athmung in reinem Sauerstoff würde es also hi
w in diesem Gase das Leuchten ansehnlicher als in Luft ist, wie Fa
icus olearius, Nees, Nöggerath und Bischoff[2]) für Rhizomorpha an
Es bedarf aber natürlich specifischer Eigenschaften, um durch
mungsthätigkeit Lichtschwingungen zu erzeugen, die bei viel inten
menden Pflanzentheilen, auch bei ebenso energisch wie Agaricus ole
menden Pilzen, nicht zu Stande kommen. Auch ist die Lichtent
keineswegs an eine besondere Erwärmung der Pflanzen gebunden, j
ricus olearius konnte Fabre (l. c., p. 196) in seinen allerdings nicht se
Messungen einen Temperaturüberschuss nicht entdecken.

In den zum Leuchten befähigten Pflanzen wird die Lichtentwick
äusseren Verhältnissen in analoger Weise beeinflusst, wie andere Fu
des Organismus. Dass aber wiederum das Leuchten nicht schlechthi
Athmung steigt und fällt, würde aus den Beobachtungen Ludwig's[3]) herv
nach denen für Rhizomorpha bei 25—30° C. ein Optimum der Lichtent
besteht, während die Athmungs is gegen die Tödtungstemperat
Das Minimum liegt für Rhizomo ef, da Ludwig bei 4—5° C. sc
Brefeld[4]) noch bei 1—2° C. starkes Leuchten fand. Dieses fehlte bei
olearius nach Fabre[5]) bei 3—4° C war aber bei 10° C. schon ansehn
obere Temperaturgrenze ist noch sicher ermittelt, da in den be
Versuchen Fabre's, v. Humbo Ludwig's[6]) vielleicht Schädigun
Objecte eintraten. Nach Ludwig , p. 25) wurde das Leuchten d
morpha vorübergehend sistirt, als die Temperatur plötzlich von 40° au
nicht aber, als sie von 30° C. auf 15° C. erniedrigt wurde.

Das Leuchten entspringt also einer besonderen Thätigkeit in le
Zellen, die von vorausgegangener Beleuchtung unabhängig ist, so
Pflanze im Dunkeln ihre Functionen vollziehen kann. So leuchtet di
fer Finsterniss, z. B. in Bergwerken, entwickelte Rhizomorpha[7]), u
(l. c., p. 185) fand keinen Unterschied in der Leuchtkraft der im Dunk
der im täglichen Beleuchtungswechsel gehaltenen Theilhälften eines
olearius. Ebenso bringen die Bacterien des leuchtenden Fleisches i
keln Lichtentwicklung zu Stande[8]).

Durch welche besonderen Vorgänge in den lebendigen Zellen L
wicklung erzielt wird, ist unbekannt. So muss es auch unentschieden

---

1) L. c., p. 191.

2) L. c., p. 698. Nach Dessaignes (l. c., p. 29) soll das Leuchten in reinem S
nicht gesteigert werden, ebenso nicht nach Heinrich (l. c., p. 332), der indess bei Co
der Luft durch eine Quecksilbersäule von 28 Zoll eine merkliche Zunahme des l
bemerkt haben will.

3) Ueber die Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes 1874, p. 25.

4) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 170. — Bei Temperatur
beobachteten schon Leuchten Heinrich (l. c., p. 325) und Baco (cit. bei Ludwig, l. c.

5) L. c., p. 187. 6) Die Literatur ist bei Ludwig p. 25 citirt.

7) Vgl. Ludwig, l. c., p. 26. Die Angabe Tulasne's, dass Rhizomorpha, und die
dass Agaricus olearius am Tage nicht leuchten, beruhen auf Irrthum.

8) Pflüger, Archiv f. Physiolog 1875, Bd. 10, p. 277. — Vgl. auch Lassar, ib
Bd. 21, p. 104.

ob es sich um Production eines Stoffes handelt, der mit Zutritt des Sauerstoffs ohne weiteres Zuthun des lebendigen Organismus leuchtet [1]. Wahrscheinlich ist dieses freilich nicht, da mit Hemmungen oder Vernichtung der Lebensthätigkeit das Leuchten sofort sistirt wird.

Das schon im Alterthum bekannte Leuchten des Holzes [2] wurde, als abhängig von einem darin lebenden Pilze, schon von Retzius, Al. v. Humboldt [3] u. A. angesprochen, und in der Folge ist dann das Leuchten der Rhizomopha durch Nees von Eesenbeck, Nöggerath und G. Bischoff [4], J. Schmitz [5], Tulasne [6], Ludwig [7] und Brefeld [8] näher untersucht. Die Lichtentwicklung findet auch in der vom Holze getrennten, wie Brefeld zeigte, auch in der in Wassercultur gezogenen Rhizomorpha statt, und ist am ansehnlichsten in den jüngeren Theilen, um in älteren Partien ganz zu verschwinden. An den jungen Spitzen leuchten auch die Schnittflächen, und eine besonders intensive Lichtentwicklung kommt auch gelockerten und frei hervorwachsenden Mycelfäden zu (Schmitz, Ludwig, Brefeld). Indem diese im Holze sich vertheilen, machen sie scheinbar die ganze Masse desselben leuchtend, doch konnte Ludwig immer erkennen, dass nur in den Pilzfäden Licht entwickelt wurde.

Man kann sich leicht leuchtendes Holz verschaffen, wenn man Wurzelstücke von Kiefern, welche an der durch Agaricus melleus erzeugten Harzsticke leiden, in einen feuchten Raum hält; übrigens siedelt sich Rhizomorpha auch im Holze anderer Bäume an. Zuweilen ist in noch ziemlich frisch aussehendem Holz, in anderen Fällen in schon weiter verwestem Holz das Leuchten zu bemerken. Ob alles Leuchten nassfaulen Holzes durch Rhizomorpha veranlasst wird, ist noch nicht genügend untersucht, und jedenfalls muss die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass gelegentlich auch die Lichtentwicklung von in Holz lebenden Spaltpilzen ausgehen könnte [9].

Die vielfachen älteren Angaben über Lichtentwicklung, insbesondere über blitzartiges Leuchten von Blüthen, Blättern und anderen Pflanzentheilen [10], beruhen theilweise gewiss auf Täuschungen, doch mag ihnen auch gelegentlich eine thatsächliche Lichterscheinung zu Grunde gelegen haben, und z. B. die als Elmsfeuer bekannten elektrischen Ausströmungen könnten ja gelegentlich an Pflanzen zu Stande kommen. Welche Bewandtniss es mit dem Leuchten des Milchsaftes von Euphorbia-Arten hat, das Mornay, Martius u. A. angeben [11], muss gleichfalls näher geprüft werden, übrigens sind, wie erwähnt, nicht wenige oxydable organische Körper unter bestimmten Bedingungen zur Lichtentwicklung befähigt.

Das gelegentlich in früheren Zeiten unter die Lichtentwicklung gestellte Leuchten am Protonema von Schistostegia [12] ist nur eine Folge einer Strahlenbrechung, wie sie auch in

---

1) Thatsächlich besitzen nach Radziszewski (Annal. d. Chem. 1880, Bd. 203, p. 330, ericht d. chem. Gesellschaft 1877, Bd. 10, p. 321) nicht wenige Stoffe die Eigenschaft, in lkalischer Lösung bei Sauerstoffzutritt schon in gewöhnlicher Temperatur zu leuchten. Das rird u. a. auch mit Cholin und Neurin erzielt, wenn ein wenig dieser Körper in Toluol gestem Leberthran zugesetzt wird. — Phipson (Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 547), will allerings aus Leuchtorganen von Thieren, wie auch aus faulendem Fleisch, einen bei Sauerstoffatritt leuchtenden Körper isolirt haben. Doch macht die kurze Mittheilung über dieses octilucin den Eindruck, als ob Irrthümer nicht gerade ausgeschlossen wären.

2) Literatur bei Pl. Heinrich, Die Phosphorescenz der Körper 1811, p. 312.

3) Vgl. Agardh, Allgem. Biologie d. Pflanzen 1832, p. 179; de Candolle Pflanzenphyol. 1835, Bd. 2, p. 680 Anmkg. — Widerspruch erhebt u. a. Hartig, Bot. Ztg. 1855, p. 148.

4) Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Acad. 1823, Bd. 11, 2, p. 605.

5) Linnaea 1843, Bd. 17, p. 523.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1848, III sér., Bd. 9, p. 348.

7) Ueber d. Phosphorescenz d. Pilze u. d. Holzes 1874.

8) Bot. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 170.

9) Vgl. Pflüger, Archiv f. Physiologie 1875, Bd. 11, p. 223.

10) Literatur bei E. Fries, Flora 1859, p. 178; Meyen, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 200. — nebier (Physiol. végétal. 1800, Bd. 3, p. 315) will ein phosphorisches Leuchten am Spadix n Arum maculatum beim Einbringen in Sauerstoffgas bemerkt haben.

11) Literatur bei Meyen, l. c., p. 203.

12) Vgl. Unger, Flora 1834, p. 33.

Hinsicht nicht näher geprüfte, symmetrisch gestaltete Blätter gelten. Mit dem Blatte von Dionaea haben die von Kunkel untersuchten Blätter anderer Pflanzen gemeinsam, dass die Ober- und Unterseite sich wesentlich gleich verhalten, zwischen zwei opponirten Punkten beider Seiten also keine oder keine wesentliche Spannung besteht.

Höher und tiefer gelegene Punkte junger Stengeltheile scheinen nach Kunkel (l. c., p. 6) unter normalen Bedingungen keine bestimmte Spannungsdifferenz zu bieten, doch fällt dieses vielleicht auf die Gleichwerthigkeit der verglichenen Gewebe, da Kunkel (l. c., p. 11) zwischen dem Blattstielgelenk von Mimosa und einem der an der Insertionsstelle dieses Gelenks dem Stengel entspringenden Stachel eine elektrische Differenz immer fand, und eine solche wird auch bemerklich, wenn die eine Elektrode dem Querschnitt, die andere der unverletzten Epidermis oder einem durch einen Längsschnitt frei gelegten Gewebe des Stengels angelegt wird.

Nach den Erfahrungen Ranke's[1]) und Velten's[2]) wird im ableitenden Bogen zumeist ein von der unverletzten Epidermis zum Querschnitt circulirender Strom angezeigt, während nach Abtragung der Epidermis oder der tiefer liegenden Gewebe durch einen Längsschnitt gerade umgekehrt ein Strom vom künstlichen Querschnitt zum künstlichen Längsschnitt geht. Diesen meist stärker und constanter auftretenden Strom hat Ranke den starken oder wahren Pflanzenstrom, den bei unverletzter Epidermis erhaltenen den falschen Strom genannt. Im Uebrigen fanden die genannten Forscher, analog wie beim Muskel, dass im prüfenden Kreise kein Strom angezeigt wurde, wenn symmetrische Punkte des Querschnitts oder Längsschnitts unter sich verbunden wurden, während im anderen Falle ein Strom bemerklich war, der u. a. am Querschnitt im ableitenden Bogen von den der Mittelachse näheren Punkten zu den von der Achse entfernteren Punkten ging.

Obige Regeln haben freilich Ausnahmen, da Ranke u. a.[3]) am Blattstiel und Blüthensiel von Nymphaea alba den im Ableitungsbogen vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichteten Strom schon vor Verletzung der Epidermis, nach Entfernung dieser allerdings verstärkt fand. Den entgegengesetzten Strom, Ranke's falschen Strom, beobachtete dagegen Velten (l. c., p. 291) an den aus dem Wasser entnommenen Stengelabschnitten von Nasturtium officinale, sowohl vor als nach Anbringen eines Längsschnittes.

Verschiedene Ursachen, wie Verletzungen, mechanische Beugungen, Reizbewegungen, Wasserzufuhr können Stromschwankungen erzielen, die vielleicht bei keiner veränderten Thätigkeit in der Pflanze ganz ausbleiben. Als Kunkel (l. c., p. 3) zuvor einen Wassertropfen auf das Blattmesophyll brachte und dann nach kurzer Zeit die Elektroden anlegte, verhielt sich jetzt das Mesophyll positiv gegen die Blattrippe, doch stellte sich allmählich, wohl schon nach Minuten, die normale positive Spannung der Blattrippe wieder her. Dasselbe Verhalten wurde durch Wasserzufuhr erzielt, als die eine feuchte Thonstiefelelektrode kurze Zeit in Contact mit dem Mesophyll zugebracht hatte, bevor die andere Elektrode der Blattrippe angelegt wurde.

---

1) Sitzungsb. d. Bair. Academ. 6. Juli 1872, p. 181. 2) Bot. Ztg. 1876, p. 279.
3) L. c., p. 197. Vgl. auch Velten, l. c., p. 291.

Wird, während die Elektroden mit der unverletzten Epidermis in Con
bleiben, ein Stengel durchschnitten, so erfolgt nach Kunkel (l. c., p. 6) im
eine Veränderung, durch welche der von der verletzten Stelle fernere Pu
positiver gegen den anderen, der Verletzung näheren Contactpunkt wird.
im stromprüfenden Kreis gemessene Ausschlag fällt im Allgemeinen um so
sehnlicher aus, je näher die eine Elektrode an die verletzte Stelle gerückt
und wenn von dieser die Elektrode 5—6 cm entfernt war, machte sich wohl
keine Stromschwankung bemerklich, doch wurde in dieser Hinsicht spezi
verschiedenes Verhalten der Stengeltheile beobachtet, und zumeist grif
Wirkung einer Verletzung in saftreichen frischen Theilen weiter um sich.

Analoge Resultate erhielt Kunkel bei Quetschungen und ebenso bei einfac
Beugungen des Stengels, indem auch in diesem Falle die der gebeugten St
nähere Elektrode negativer gegen die andere wurde. In allen Fällen ging
schnell, bei plötzlicher Verletzung schon in höchstens einer Secunde bis z
Maximum gesteigerte Ausschlag des Elektrometers baldigst wieder zurück, u
allmählich, sofern die Bedingungen constant gehalten waren, wurde eine A
näherung an die frühere Gleichgewichtslage erzielt, die freilich nicht im
und bei Verletzungen der Regel nach nicht ganz erreicht wurde. Die Stro
schwankungen werden also durch vorübergehende innere Zustandsänderung
bewirkt, die in diesen Experimenten zweifellos wesentlich oder ausschliessl
auf Wasserbewegungen beruhen. Dem entsprechend fiel bei mässiger Qu
schung die Stromschwankung geringer aus, und bei langsamer Beugung bli
das Elektrometer fast vollständig in Ruhe, um aber einen Ausschlag anzuzeig
wenn der Stengel plötzlich zurückschnellte.

Stromschwankungen während der durch Berührung veranlassten Rei
bewegung sind von Munk (l. c., p. 128) am Blatte von Dionaea muscipula, v
Kunkel (l. c., p. 11) an Mimosa pudica näher verfolgt und im Wesentlichen übe
einstimmend für beide Pflanzen gefunden, während bei Dionaea die Elektrod
der Mittelrippe an zwei Punkten anlagen, bei Mimosa in Contact mit der ober
Hälfte des Blattstielgelenkes, resp. mit dem neben der Einfügungsstelle dies
aus dem Stengel entspringenden Stachel standen. Der Regel nach zeigte de
Messapparat zunächst einen schwächeren negativen Vorschlag, darauf eine
ansehnlicheren positiven Ausschlag an, worauf der negative Rückschlag di
frühere Gleichgewichtslage wieder herstellte, oder es waren, wie Kunkel öfte
an Mimosa beobachtete, zuvor noch einige geringere Oscillationen bemerkba
Der Vorschlag nahm bei Dionaea etwa 20 Secunden, die Rückkehr auf di
Anfangsstellung etwa 1 Minute in Anspruch, während die ursprüngliche Gleich
gewichtslage in den Experimenten Kunkel's im günstigsten Falle in 5 Minute
erreicht war. Auf Abweichungen von dieser Regel, welche sowohl Munk a
Kunkel beobachteten, soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Da solche Stromschwankungen auch eintraten, wenn eine Verschiebun
der Elektroden sorgfältig vermieden und der vom ruhenden Blatt abgeleite
Strom vor der Reizung compensirt war, so handelt es sich also jedenfalls um
eine wirkliche Aenderung des Spannungsunterschiedes. Die wesentliche Ur
sache dieser Stromschwankungen ist voraussichtlich in den ja thatsächlich sic
in den gereizten Organen abspielenden Wasserbewegungen (II, § 52) gegebe
doch mögen auch immerhin noch andere, mit der Reizung verbundene Vorgä

mitwirken. Wenn Munk bei Dionaea, trotz unterbleibender Bewegung, eine analoge Stromschwankung nach einer Reizung beobachtete, so ist daraus kein Beweis gegen eine Nichtbetheiligung der Wasserbewegung zu entnehmen, die wohl gewiss, sofern der Reiz wirksam war, bis zu einem gewissen Grade sich einstellte, so gut wie das ja der Fall ist, wenn das nach Einkrümmung strebende Gelenk von Mimosa an seiner Bewegung mechanisch gehemmt wird. An eine sichtbar werdende Bewegung eines Pflanzentheils ist auch die durch Quetschung eines Stengels erzielte Stromschwankung nicht gekettet.

Als eine Ursache elektrischer Ströme in Pflanzen sind bis dahin, wie aus Obigem hervorgeht, Wasserbewegungen, diese aber mit Sicherheit erkannt. Bekannt ist auch, dass durch Bewegung und Eindringen von Wasser in Capillaren, poröse Körper u. s. w.[1]) elektromotorische Kräfte gewonnen werden, und so kann es nicht Wunder nehmen, dass ebenso in der Pflanze durch Imbibition und Fortbewegung von Wasser in imbibirten Körpern Elektrizität erzeugt wird, und zwar sind in diesen Umständen, da Wasservorrath und Wasserbewegung dauernd thätig und variabel sind, Ursachen für Erzeugung und Schwankung elektrischer Spannungen in allen Pflanzen gegeben. Da aber wohl alle Aenderungen der Körper Störungen des elektrischen Gleichgewichts herbeiführen, so sind die vielfachen chemischen, physikalischen und mechanischen Vorgänge in der Pflanze mannigfache elektromotorische Ursachen, die natürlich nicht alle zu nachweisbaren elektrischen Spannungen führen müssen. Bei ungleicher Qualität und Thätigkeit der Zellen, resp. der Gewebe werden im Allgemeinen auch die elektromotorischen Kräfte different sein, und, wie mitgetheilt, pflegt zwischen verschiedenartigen Geweben eine Spannung zu bestehen, an der übrigens auch die Wechselwirkung von Zellen, resp. Geweben, einen weiteren oder entscheidenden Antheil haben kann, denn es ist ja wohl nicht daran zu zweifeln, dass z. B. dem Contact von sauer und alkalisch reagirenden Geweben (vgl. I, p. 316) eine gewisse elektromotorische Wirkung entspringen wird, die vielleicht auch durch Wechselwirkung zwischen Zellsaft und Protoplasma, sowie der Glieder des Protoplasmakörpers unter sich, erzielt wird. Anordnungen aber, die, einer elektrischen Batterie vergleichbar, zur Erzielung höherer elektrischer Spannungen bestimmt wären, sind bis dahin für Pflanzen nicht bekannt, in denen der Spannungsunterschied im Blatte von Dionaea muscipula nach Munk (l. c., p. 45) immerhin bis 0,07 Daniell, also fast so ansehnlich als in Muskeln, steigen kann.

Bei der derzeitigen Sachlage liegt jedenfalls kein Grund vor, mit Munk (l. c., p. 97) zu der Hypothese zu greifen, die Zellen des Parenchyms der Blattflügel und der Mittelrippe seien im Blatte von Dionaea mit Kräften ausgestattet, vermöge derer die positive Elektrizität von der Mitte der Zelle nach jedem der beiden Pole hingetrieben werde. Denn aus Munk's Discussion ist nicht einmal als erwiesen anzusehen, dass gerade allein in den genannten Zellen die zur Beobachtung kommenden elektromotorischen Kräfte erzielt werden, und die empirische Forschung wird zunächst zu erledigen haben, ob nicht vielleicht durch die ungleiche Betheiligung von Rippen und Parenchym an der Wasserbewegung die in diesen Geweben beobachteten elektrischen Differenzen zu Stande kommen. Noch weniger kann man Ranke's (l. c., p. 199) Hypothese irgend eine Berechtigung zugestehen, welche für die den Pflanzenkörper aufbauenden Moleküle zwei positive Polar- und eine negative Aequatorialzone fordert.

In soweit aus von der Lebensthätigkeit abhängigen Verhältnissen die elektomotorische Kraft entspringt, ist diese auch an das Leben gekettet. So fanden auch Ranke (l. c., p. 191) und Munk (l. c., p. 43) ein allmähliches Erlöschen der elektrischen Spannung mit dem Absterben der Pflanzentheile, bei plötzlicher Tödtung durch heisses Wasser oder Alkohol konnte aber Velten (l. c., p. 296) noch einige Zeit in Stengelstücken elektrische Ströme nachweisen, die also durch vom Leben unabhängige Vorgänge erzeugt werden müssen.

Abgeschnittene Blätter zeigten in den Versuchen Munk's und Kunkel's (l. c., p. 3) gleiche elektrische Spannungen wie die in Verband mit dem Stengel gebliebenen Blätter. In den unverletzten Stengeltheilen mag vielleicht der vom künstlichen Querschnitt zum künst-

---

1) Vgl. Wüllner, Physik 1872, II. Aufl., Bd. 4, p. 642; Edlund, Annal. d. Phys. u. Chem. 1879, N. F., Bd. 8, p. 119, u. ebenda 1880, Bd. 9, p. 95.

lichen Längsschnitt gerichtete Strom schon vorhanden sein und der von der unverletzten Epidermis zum Querschnitt zielende Strom diese umgekehrte Richtung besonderen Eigenschaften der Epidermis verdanken. Jedenfalls ist aber nicht zu vergessen, dass, was bis dahin nicht streng erwiesen ist, die Verletzung, resp. die damit modificirte Wechselwirkung der Organe, auch die an der Wundfläche gesteigerte Transpiration, Bedeutung für die Richtung und Ausgiebigkeit des Stromes haben könnten[1]). Eine bemerkenswerthe elektromotorische Ursache ist in der aus verletzten Zellen ausfliessenden Flüssigkeit, resp. in deren Wirkungen nicht zu suchen, da auch nach dem Abspülen der Schnitte die von Ranke und Velten beobachteten Ströme auftreten. Ferner fand Velten (l. c., p. 292), dass ein Bestreichen der Schnittflächen mit etwas verdünnter Natronlauge keinen erheblichen Einfluss auf den im Ablenkungsbogen nachweisbaren Strom hatte, auch wenn hierdurch zuvor sauer reagirende Gewebe alkalisch gemacht wurden. Die Wechselwirkung zwischen sauer und alkalisch reagirenden Geweben ist also jedenfalls die wesentliche Ursache dieser Pflanzenströme nicht, wie schon die Erfahrung Ranke's zeigt, dass dieselben an verletzten Pflanzenstengeln in gleicher Weise zwischen den in ihrer Reaction nicht von einander abweichenden Geweben circuliren.

Bei der derzeitigen Sachlage schien eine nur ganz kurze Behandlung der elektrischen Leistungen in der Pflanze um so mehr ausreichend, als nach den vorliegenden Erfahrungen eine weitere Bedeutung dieser schwachen elektrischen Ströme in der Pflanze nicht bekannt ist, und nach der Wirkung von Elektrizität auf Pflanzen schwache Ströme keinen merklichen Einfluss auf die Functionen üben, die uns im Wachsen, Bewegen u. s. w. entgegentreten. Bei näherer Kenntniss der Causalität der elektrischen Spannungen in der Pflanze könnten übrigens dieselben und ihre Schwankungen zur Markirung des Verlaufs der bedingenden Vorgänge Bedeutung erlangen.

Da gewöhnlich elektrische Differenzen zwischen Luft und Boden bestehen, so dürften dieserhalb auch elektrische Spannungen in der im Boden eingewurzelten Pflanze erzeugt werden, welche überhaupt in der Ausgleichung der elektrischen Differenzen zwischen Boden und Luft eine Rolle mitspielen wird.

Eine Darlegung der zum Nachweis elektrischer Ströme in der Pflanze angewandten Methoden unterlasse ich, da sich diese den in der Thierphysiologie angewandten Methoden anschliessen und z. B. in Fick's medicinischer Physik zu finden sind. In Kürze erwähne ich hier nur, dass Ranke und Velten (l. c., p. 277) ein Meissner-Meyerstein'sches Elektrogalvanometer, Munk (l. c., p. 36) die Wiedemann'sche Bussole mit aperiodisch gemachtem Magnete, Kunkel (l. c., p. 1) das Lippmann'sche Capillar-Elektrometer benutzten. Der Contact mit den Pflanzentheilen wurde durch unpolarisirbare Thonstiefel-Elektroden hergestellt, deren Thon mit etwas Kochsalzlösung (Munk), Salpeterlösung oder auch nur mit Brunnenwasser (Kunkel) angeknetet war. Die näheren Vorsichtsmaassregeln, um beim Krümmen der Pflanzentheile den sicheren Contact zwischen diesen und den Elektroden zu erhalten, sind bei Munk und bei Kunkel (l. c., p. 5, 11) nachzusehen.

In historischer Hinsicht sei nur kurz bemerkt, dass von Buff[2]), Heidenhain[3]), Wartmann[4]), Becquerel[5]), Hermann[6]) elektrische Ströme in verletzten Pflanzentheilen constatirt, jedoch von fast allen diesen Autoren als nicht in der unverletzten Pflanze präexistirend angesehen wurden. Burdon Sanderson[7]) entdeckte dann die elektrische Spannung im unverletzten Blatte von Dionaea, über die näherer Aufschluss erst durch Munk's Untersuchungen gewonnen wurde. Auf diese, sowie die Arbeiten von Kunkel, Ranke und Velten, ist obige Darstellung basirt.

1) In abgeschnittenen Blättern von Vallisneria spiralis fand Velten (l. c., p. 294) erst einen nachweisbaren Strom, nachdem dieselben einige Zeit in Wasser gelegen hatten.

2) Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1854, Bd. 89, p. 76.

3) Studien d. physiol. Instituts zu Breslau 1861, Heft 1, p. 104.

4) Bot. Ztg. 1851, p. [illegible]

5) Annal. d. chim. et d. phys. 1851, III sér., Bd. 31, p. 40.

6) Pflüger's Archiv f. Physiologie 1871, Bd. 4, p. 155.

7) Proceedings of the Royal Society of London 1876—77, Bd. 25, p. 411, u. in den frühern, bei Munk (l. c., p. 31) citirten Aufsätzen. Vgl. auch die Kritik von Sanderson's Beobachtungen bei Munk (l. c., p. 123).

Kapitel X.

Schädliche und tödtliche Einwirkungen.

§ 91. Das Leben eines jeden Individuums ist naturgemäss zeitlich begrenzt, doch können manche Bäume, wie Wellingtonia und der Baobab, ein Alter von über 3000 Jahren erreichen, während die Lebensdauer mancher Pilze wohl auf einige Tage eingeschränkt sein dürfte. Die Lebensdauer ist aber immer von äusseren Verhältnissen mehr oder weniger abhängig, die bei extremer Einwirkung einen jähen Tod herbeiführen oder auch ein langsames Absterben des kränkelnden Organismus veranlassen können. Doch kann auch durch äussere Bedingungen das Leben gegenüber den normal in der Natur gegebenen Verhältnissen verlängert werden, denn u. a. wird die grosse Periode eines Schimmelpilzes bei niederer Temperatur über einen grösseren Zeitraum ausgedehnt, und die von der Eizelle ab bis zum Absterben eines einjährigen Gewächses gerechnete zeitliche Dauer wird prolongirt, wenn durch Austrocknen des Samens die Entwicklung während eines oder einiger Jahre gehemmt ist und dann erst wieder durch geeignete Bedingungen das latente Leben in Thätigkeit gesetzt wird. Sind aber nicht alle Functionen zum Stillstand gebracht (und wie früher [II, § 29] bemerkt, ist dieses der Fall, wenn durch Sauerstoffmangel, Chloroformirung, das Maximum überschreitende Temperatur u. s. w. einzelne Thätigkeiten sistirt werden), so wird endlich das Absterben der Organismen eintreten, das sich dann wohl auch früher einstellt, als in den normal functionirenden Pflanzen. Abnorme Verhältnisse vermögen eben Benachtheiligung, eventuell ein Absterben der Pflanzentheile herbeizuführen, und eine Folge dieses Umstandes ist es auch, dass z. B. an einem decapitirten Zweige das über der austreibenden Knospe befindliche Stück abstirbt.

Indem die Thätigkeit deprimirt oder in abnorme Bahnen gelenkt wird, kann also durch die verschiedensten äusseren Verhältnisse eine, nöthigenfalls zum Tode führende Schädigung des Organismus, resp. einzelner Glieder dieses, erzielt werden, doch lassen sich solche indirecte Tödtungen nicht streng von direct tödtlichen Wirkungen trennen. Schädigung oder Tödtung wird bekanntlich durch die mannigfachsten Umstände herbeigeführt, welche entweder auch in der Natur wirksam oder im Experimente herstellbar sind. Ich erinnere u. a. an Zerreissungen oder Quetschungen durch Sturm, Blitz u. s. w., an Schädigungen durch extreme Wirkungen der Temperatur und des Lichtes, durch Austrocknen, durch Mangel an Sauerstoff und überhaupt durch Mangel an anorganischen oder organischen Nährstoffen. Aber auch grössere Anhäufung von Nährstoffen kann nachtheilig werden, denn in einer zu concentrirten Nährlösung wird, schon der Plasmolyse halber, die Existenz einer Pflanze unmöglich, und ausserdem werden wohl auch direct schädliche Wirkungen ausgeübt, so dass z. B. durch höhere partiäre Pressung des Sauerstoffs (I, p. 373) oder der Kohlensäure der Tod herbeigeführt wird. Ueben Körper schon in geringer Dosis nach-

theiligen Einfluss, so pflegt man dieselben als Gifte zu bezeichnen. Giftig können freilich auch in grösserer Menge, wie bemerkt, unentbehrliche Nährstoffe wirken, und hinsichtlich dieser ist es bedeutungsvoll, in welcher Verbindung sie geboten sind, denn z. B. in einer durch Kali etwas alkalischen Nährlösung gehen phanerogamische Gewächse leicht zu Grunde (I, p. 254). Auch der Beeinträchtigung des Lebens durch vegetabilische oder animalische Parasiten ist zu gedenken.

Vielfach wird durch extreme Steigerung der Einwirkung solcher Agentien eine Benachtheiligung erzielt, die, in mässigem Grade angewandt, ohne Nachtheil oder gar nothwendig für den Organismus sind. Doch nicht in allen Fällen wird durch extreme Wirkungen der Tod herbeigeführt, so nicht in den das Austrocknen vertragenden Pflanzentheilen mit steigendem Wasserverlust, und die Spaltpilze scheinen durch keine noch so niedere Temperatur getödtet werden zu können. Bezeichnen wir den zum Tode führenden Grad der Einwirkungen eines Agens, der Temperatur, eines Giftes u. s. w., als »Ultramaximum«[1], so wird ein solches zwar mit gesteigerter Wirkung nicht in allen Fällen, doch vielfach erreicht, wenn das Minimum oder Maximum der Grenzen, innerhalb welcher die Pflanze zu functioniren vermag, in genügendem Maasse überschritten wird. Temperatur, Licht, Nährstoffe u. s. w., die in gewissem Ausmaasse eine Existenzbedingung für den Organismus sind, liefern in dieser Hinsicht Beispiele, doch kann von einem Minimum, somit auch von einem Ultraminimum solcher Agentien nicht die Rede sein, deren Mangel für die Pflanze keine Bedeutung hat (vgl. II, § 29).

Wie die Receptivität überhaupt, hängt es auch von den spezifischen Eigenschaften des Organismus in hohem Grade ab, welche Einwirkungen Tödtung herbeiführen. Es sei nun daran erinnert, dass manche niedere Pflanzen, von den meisten höheren Pflanzen wenigstens die Samen, das für andere Organismen tödtliche Austrocknen vertragen. Da sich übrigens aus dem, was hinsichtlich der spezifischen Empfindlichkeit und der Einwirkung äusserer Agentien auf die Thätigkeit der Pflanze in § 28 (Bd. II) gesagt wurde, ohne Weiteres die auf extreme Einwirkungen bezüglichen allgemeinen Gesichtspunkte ableiten lassen, so kann auf den citirten Paragraphen verwiesen werden. Dass die gesammte Constellation der äusseren Verhältnisse für den Erfolg Bedeutung hat, lehren u. a. die im trocknen Zustand bedeutend höhere Temperaturextreme vertragenden Samen. Ferner sind die Bedingungen, unter welchen sich eine Pflanze entwickelte, für deren Widerstandsfähigkeit mehr oder weniger bedeutungsvoll, weiter verträgt sehr gewöhnlich der Organismus vorübergehend extreme Wirkungen, die bei längerer Dauer endlich den Tod herbeiführen. Endlich kann der schnelle Wechsel nachtheilig wirken, während ein langsamer Uebergang eine Accommodirung an die neuen Bedingungen gestattet, wie insbesondere die Pflanzen lehren, deren Tod durch zu schnelles Aufthauen herbeigeführt wird[2].

---

1) Diese Bezeichnung ist eingeführt von Engelmann, in Handbuch d. Physiologie von Hermann, 1879, Bd. 1, p. 358.

2) Der Einfluss plötzlichen Wechsels äusserer Bedingungen ist noch nicht ausgedehnt untersucht. Durch plötzlichen Zutritt von Sauerstoff sollen die Bacterien der Buttersäuregährung (I, p. 381), durch Einbringen aus gewöhnlichem in destillirtes Wasser Schwärmsporen (II, p. 374) getödtet werden und nach A. Meyer (Lehrbuch d. Gährungschemie 187

Nicht selten werden, auch durch die in der Natur gegebenen Bedingungen, nur einzelne Theile des Pflanzenkörpers, z. B. oberirdische Organe, durch Frost getödtet. Ferner sterben normalerweise im Pflanzenkörper einzelne Theile ab, und deshalb haben die thatsächlich lebenden Partien eines an der Spitze fortwachsenden Torfmooses oder Rhizomes ein geringeres Alter als die von Beginn ab gerechnete vegetative Generation des Individuums[1]), dessen ältere Partien dem Tode anheimfielen. Ebenso erreicht keine einzelne Zelle das oft hohe Alter eines Baumes, der trotz der beschränkteren Lebenszeit einer jeden einzelnen Dauerzelle am Leben bleibt, weil durch Theilung des Bildungsgewebes immer neue Bürger des Zellenstaates producirt werden.

Da in diesem Buche die Pathologie[2]) der Pflanzen nicht behandelt wird, so ist auf die mannigfachen Erfolge nicht einzugehen, welche durch äussere Agentien erzielt werden, und insbesondere auf Parasiten gar keine Rücksicht zu nehmen. Im Folgenden soll auch nur gezeigt werden, welche extreme Steigerung der Temperatur, des Lichts, des Austrocknens der Organismus vertragen kann. Zunächst halten wir uns an diese auch unter natürlichen Verhältnissen gelegentlich eingreifenden Factoren, um dann in Kürze auf die tödtliche Wirkung chemischer Agentien hinzuweisen. Uebrigens sind in früheren Kapiteln öfters Mittheilungen über die schädlichen und eventuell tödtlichen Wirkungen gewisser Einflüsse gemacht worden.

Die Symptome der Tödtung machen sich bekanntlich durch Erschlaffung (sofern der Turgor wesentlich für Biegungsfestigkeit ist), Verfärbung, Austritt von Farbstoffen u. s. w. äusserlich bemerklich, ebenso in dem veränderten Aussehen des Protoplasmakörpers, der nunmehr die Exosmose der Farbstoffe des Zellsaftes nicht mehr hindert[3]) und Farbstoffe, die zuvor nicht eindringen konnten, aufspeichert. Auf das Aussehen des Protoplasmas hat begreiflicherweise auch die Art der Tödtung gewissen Einfluss, denn es ist ja nicht einerlei, ob Eiweissstoffe coagulirt werden, ob das einwirkende Agens eine lösende Wirkung auf das todte Protoplasma ausübt oder nicht u. s. w. Diese Besonderheiten[4]) brauchen wir indess nicht zu berücksichtigen, da die zuerst genannten Symptome den Tod untrüglich anzeigen und in zweifelhaften Fällen die Farbenspeicherung und die plasmolytische Contractionsunfähigkeit des Protoplasmas sogleich Aufschluss geben können.

Diese wesentlichen Veränderungen erfolgen, gleichviel durch welche Mittel die Tödtung erzielt wird, doch können unter Umständen die Eingriffe auch noch anderweitige Erfolge erzielen, z. B. indem sie die Qualität der Zellwand modificiren, deren Molecularstructur gleichfalls veränderlich ist[5]). Durch Beeinflussung der Zellhaut dürfte wohl auch erreicht sein, dass, wie de Vries[6]) fand, die Wurzeln von Stratiotes aloides nach halbstündigem Aufenthalt in 50° C. warmem Wasser, trotz der Tödtung des Protoplasmakörpers, noch straff waren, während sie in höherer Temperatur schlaff wurden. Die Tödtung selbst ist natürlich immer mit dem Tode des lebendigen Protoplasmaorganismus erreicht, der auch durchgehends viel leichter afficirt wird, als die Zellwand.

II. Aufl., p. 160) sind Essigsäurebacterien gegen plötzlichen Wechsel des Säuregehalts in der Flüssigkeit sehr empfindlich. Von schnellen plasmolytischen Variationen war p. 384 die Rede.

1) Auf die Frage, was ein Individuum zu nennen ist, habe ich nicht Veranlassung hier einzugehen.

2) Diese ist in jüngster Zeit von Frank, Die Krankheiten d. Pflanze, 1880, behandelt.

3) Bei gewisser vorsichtiger Einwirkung kann freilich der Protoplasmakörper getödtet werden, ohne dass die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran modificirt werden. Vgl. I, § 7 u. 8.

4) Literatur hierüber bei Sachs, Flora 1864, p. 37; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 10; de Vries, Sur la mort des cellules végétales 1871, Separatabz. aus Archiv. Néerlandaises Bd. 6. — Hinsichtlich Chlorophyllkörner vgl. auch Haberlandt, Oestreich. Bot. Zeitschrift 1876, Bd. 26, Heft 8.

5) Vgl. Bd. I, § 6. 6) L. c., p. 7.

Einfluss höherer Temperatur.

[illegible]rch genügende Erhöhung der Temperatur kann natürlic[illegible] [illegible]en Organismus vernichtet werden. Während aber in völli[illegible] [illegible]ustande Pflanzen 100° C. und selbst 110° C. ertragen, hält [illegible] [illegible]chtränkte Pflanze 100° C. auf die Dauer aus, und meist [illegible] [illegible]ere Temperaturen tödtlich. Die Widerstandsfähigkeit der [illegible] [illegible]r in unzweifelhafter Weise spezifisch verschieden, eine g[illegible] [illegible] des [illegible]tramaximums ist indess kaum möglich, da dieses von ver[illegible] [illegible]ständen, insbesondere auch von der Dauer der Erwärmung al[illegible] [illegible]erhalb eine vorübergehende Erhitzung auf Temperaturgrade er[illegible] wird, die bei längerer Einwirkung den Tod sicher herbeiführen. Auch eine Erwärmung [illegible] e Nachtheile im Gefolge haben, dass erst wei[illegible] ein Absterben [illegible] u Sachs[1] [illegible] u. a., dass eine vorübergehend i[illegible] 52° C. warme [illegible]achte Pflanze [illegible] Nicotiana rustica zunächst straff [illegible] um nach 6 Tagen [illegible]hlich zu Grunde zu gehen.

Unter solchen Umständen ist die nicht völlige Uebereinstimmung d[illegible] sultate verschiedener Forsc[illegible] [illegible]d ich, doch kommen die sorgfälti[illegible] Versuche mit den Erfahrung[illegible] [illegible][2] und de Vries[3] überein, nach [illegible] phanerogamische Pflanzen, [illegible] Wasser untergetaucht, 10—30 Mi[illegible] lang auf 51—52° C. erhitzt werden, das Leben verlieren und vielfach sch[illegible] 10 Minuten langem Erwärmen auf 45—46° C. getödtet werden. Den a[illegible] Tropen stammenden Pflanzen scheint kaum eine bevorzugte Widerstands[illegible] keit zuzukommen, ebenso nicht, abgesehen von gewissen Spaltpilzformen[illegible] kryptogamischen Gewächsen.

Manche Bacterienformen freilich halten, wie Pasteur[4] fand, un[illegible] Cohn[5], Brefeld[6] u. A. bestätigten, ein vorübergehendes und selbst ei[illegible] 2stündiges Kochen aus, gehen aber bei länger anhaltender Siedetemperat[illegible] Grunde und sind nach Pasteur und Brefeld in wenigen Minuten getödtet, [illegible] die Flüssigkeit im zugeschmolzenen Rohr auf 105—110° C. erhitzt wird. [illegible] so resistenten Bacillusformen wurden aber nach Cohn bei längerem Erw[illegible] der Flüssigkeit auf 60° C. gewöhnlich getödtet, doch reichte zuweilen eine [illegible] rend 3 bis 4 Tagen zwischen 70—80° C. gehaltene Temperatur nicht aus [illegible] die Flüssigkeit zu sterilisiren. Uebrigens scheinen nur die Sporen (Dau[illegible] stände) von Bacillus in solchem Grade resistent zu sein, da die schwärme[illegible]

1 Flora 1864. p. 24. 2 L. c., p. 33.

3 Materiaux pour la connaissance de l'influence d. l. température sur les plantes [illegible] p. 2. Separatabz. aus Archives Neerlandaises Bd. 5.

4 Annal. d. Chim. et d. Physique 1862. III sér, Bd. 64, p. 58; Étude sur la [illegible] 1876, p. 34; Pasteur u. Joubert. Compt. rend. 1877. Bd. 84, p. 206.

5 Beiträge zur Biologie d. Pflanzen 1877. Bd. 2. p. 250.

6 Unters. über d. Spaltpilze 1878. p. 10. Separatabz. aus Sitzungsb. d. naturf. Fr[illegible] in Berlin 19. Febr. 1878. — Auch andere Forscher neuerer Zeit, wie Burdon-Sande[illegible] Samuelson, Gscheidlen u. A. constatirten, dass Bacterien enthaltende Flüssigkeiten [illegible] durch kurzes Kochen zu sterilisiren sind. Vgl. Literatur bei Cohn, l. c. Die ältere Lite[illegible] über diese mit der Frage der Urzeugung zusammenhängenden Experimente bei Pa[illegible] 1862. l. c.

Zellen und Fäden dieses Spaltpilzes bei Erhitzen auf 50—55° C. nach Cohn getödtet werden. Immerhin sind auch diese relativ resistent, da Cohn noch Vermehrung zwischen 47—50° C., also in einer Temperatur fand, die auf andere Pflanzen in längerer Zeit der Regel nach tödtlich wirkt. Viele Spaltpilze haben indess eine so hohe Widerstandsfähigkeit nicht, denn nach A. Mayer und Knierim ertragen die Essigbacterien nur 45 bis 50° C., und nach Eidam[2]) reichte ein 3stündiges Erwärmen auf 51° C., ein 13 bis 14 stündiges auf 46° C. aus, um Bacterium termo zu tödten.

Die Beschaffenheit der Nährlösung hat übrigens Einfluss auf die Resistenz der Spaltpilze, und nach Nägeli[3]) kann die Lösung so hergestellt werden, dass für gleich langes Erwärmen die Tödtungstemperatur zwischen 30—110° C. zu liegen kommt. Nähere Mittheilungen fehlen bei Nägeli, und die Angabe Pasteur's (l. c.), dass die Bacterien in alkalischer Milch resistenter sind, als in saurer Milch, kennzeichnen offenbar nicht einen für alle Fälle gültigen Unterschied, da Cohn (l. c., p. 259) und Brefeld (l. c., p. 11), die mit anderen Nährlösungen experimentirten, eine vermehrte Resistenz in alkalischer Lösung nicht fanden.

Spezielle Untersuchungen haben auch noch zu entscheiden, in wie weit die veränderte Resistenz von dem directen Einfluss der Lösung auf gegebene Formen abhängt oder durch Erzielung widerstandsfähiger Culturformen bedingt ist. Indess scheinen häufig die in ungünstigem Nährmedium gehaltenen Organismen leichter durch Temperatur getödtet zu werden, und dieses kann auch für andere Pflanzen zutreffen, da nach Just[4]) die unter Wasser gehaltenen Samen bei Sauerstoffmangel leichter als bei reichlichem Sauerstoffzutritt durch Erhitzen geschädigt werden. In diesem Umstand, überhaupt in ungünstigen Bedingungen, liegt vielleicht die Ursache, dass, wie Sachs (1864, l. c.) fand, höhere, völlig turgescente Pflanzen in dampfgesättigter Luft durchgehends einige Grade mehr, als die in Wasser untergetauchten Individuen vertragen. Freilich ist nicht ermittelt, ob nicht die Körpertemperatur durch Transpiration etwas herabgedrückt war, und jedenfalls nehmen die Pflanzen im Wasser schneller als in Luft die Temperatur des umgebenden Mediums an, werden also bei gleicher Dauer des Versuches in ersterem Falle länger auf der maximalen Temperatur gehalten.

Die Widerstandsfähigkeit ist, wie bei Bacillus, auch für andere Pflanzen mit den Entwicklungsstadien veränderlich. Die noch in Ausbildung begriffenen Stengel, Blätter und Wurzeln werden im Allgemeinen nach Sachs[5]) und de Vries[6]) leichter getödtet, als die älteren gleichnamigen Organe, doch dürften Blattanlagen und Stengeltheile in den ruhenden Winterknospen widerstandsfähiger als während der folgenden Entwicklung sein. Auch sind nicht alle Elementarorgane in einem Pflanzentheil gleich widerstandsfähig, und de Vries fand u. a. nach vorübergehendem Erwärmen im Inneren eines Blattes von Agave americana lebende Zellen zwischen den getödteten.

---

1) Versuchsstation. 1873, Bd. 16, p. 325.

2) Cohn's Beiträge zur Biologie 1875, Bd. I, Heft 3, p. 220. Vgl. auch Horvath u. Cohn, ebenda 1872, Bd. I, Heft 2, p. 220.

3) Die niederen Pilze 1877, p. 30, 200.

4) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 346. 5) Flora 1864, p. 4.

6) Matériaux pour servir etc. 1870, p. 4; Sur la mort d. cellules végétales 1871, p. 25. Separatabz. aus Archives Néerlandaises, Bd. 6.

sind, und ist somit [illegible] als ein [illegible] seiner Eigenschaften [illegible]
gung relativ hoher Temperaturen geeigneter Organismus gekennzeichi[...]

Auf die Dauer wird eine Pflanze begreiflicherweise nur in Te[...]
fortkommen, die das Maximum nicht erreichen, und endlich wird e[...]
zu Grunde gehen, wenn sie auf einer zwischen Maximum und Ult[...]
liegenden, [illegible] Temperatur gehalten ist. Die ve[...]
Lage des Maximums (II, § 27), die schon erwähnte Vermehrung d[...]
bei 47—50° C., also in einer für viele Organismen tödtlichen Tempera[...]
die spezifisch ungleiche Befähigung der Pflanzen an, und besonders [...]
Quellen [illegible], die [illegible] von Organismen auf die Dauer ertrag[...]
peraturen zu kennzeichnen, um so mehr, als gerade die widerst[...]
sten Organismen sich in dem fortwährend hoch temperirten Medi[...]
funden oder wohl auch besonders resistente Formen mit der Zeit [...]
bildet haben dürften. Nach zuverlässigen Beobachtungen dürften ü[...]
warme Quellen vegetabilische Organismen nicht mehr beherbergen [...]
bei Erwärmen durch Wasserdampf noch bei 60° C. Pflanzen fort[...]
scheinen.

Nach Cohn[2], der die älteren Beobachtungen Agardh's (1827) im Wese[...]
stätigt fand, treten im Wasser der Carlsbader Thermen zunächst Oscillarineen[...]
da auf, wo das Wasser bis 53,7° C. abgekühlt ist. Zuerst macht sich Leptothrix [...]
mit etwas tieferer Abkühlung stellen sich andere Oscillarineen, auch Diatomeen [...]
Algen ein. Uebereinstimmend damit fand Hoppe-Seyler[3] auf den Liparischen [...]
erst in dem auf 53° C. abgekühlten Thermalwasser und in den Euganeen war [...]
Algen beherbergende Wasser kaum über 50° C. warm. Am Rande von Fumarol[...]
tete dagegen Hoppe-Seyler Algen, die durch Wasserdampf sicher auf 60° C. er[...]
den. Nach Serres[4] soll allerdings im Thermalwasser von Bex eine Alge no[...]
fortkommen. Auf verschiedene andere Angaben, nach welchen Organismen in [...]
rem Wasser fortkommen, ist kein Gewicht zu legen, da offenbar kritische Unt[...]
fehlen und Täuschungen leicht möglich sind. Ich erinnere u. a. daran, dass [...]
p. 121) die Oberfläche eines Bächleins 44,3°—45° C. warm fand, während [...]

Wasserschicht geriethen. Die Literatur über solche Angaben ist bei de Candolle (Pflanzenphysiologie 1835, Bd. 2, p. 662), Ehrenberg (Monatsb. d. Berlin. Acad. 1858, p. 493), Lauder-Lindsay (Bot. Ztg. 1861, p. 358), Hoppe-Seyler (l. c., p. 113) verzeichnet.

In fast noch höherem Grade entbehren die Angaben über das Vorkommen von Pflanzen in heissen Bodenschichten der nöthigen Kritik. Allerdings sind Erwärmungen des insolirten Bodens bis zu 70° C. beobachtet[1], und nach Humboldt[2] sollen an den warmen Quellen der Trinchera (Caracas) verschiedene Pflanzen ihre Wurzeln in Lachen getrieben haben, deren Temperatur auf 85° C. stieg, eine Angabe, die freilich zu Zweifeln Veranlassung gibt. Ob die durch Insolation erzielten hohen Bodentemperaturen auch in dem die Pflanzenwurzeln beherbergenden Erdreich eintreten, ob ferner die durch Transpiration sich abkühlenden Pflanzentheile so auffallend hohe Temperaturen annehmen, ist nicht näher untersucht[3]. Jedenfalls handelt es sich aber in solchem Falle nur um vorübergehende Erwärmung, die freilich in insolirten Theilen von Fettpflanzen bis 52° C., also auf Temperaturen steigen kann, welche bei längerer Dauer tödtlich werden (vgl. II, § 88). Uebrigens vermögen die durch Wassertropfen concentrirten Sonnenstrahlen locale Tödtungen des Pflanzengewebes herbeizuführen[4].

Tödtungstemperaturen. Um Pflanzen in Luft zu erwärmen, kann der Fig. 15 (p. 126) abgebildete Heizapparat verwendet werden. Die Versuche mit Bacterien erfordern die nöthigen Vorsichtsmaassregeln, um den Zutritt von Keimen dieser Organismen abzuhalten. In seinen classischen Versuchen hat Pasteur diesen Abschluss namentlich durch Abschmelzen oder durch einen Baumwollenpfropf erreicht.

Als Belege sind nachstehend einige der von de Vries[5] gewonnenen Zahlenwerthe mitgetheilt. Der Aufenthalt in hoher Temperatur dauerte hierbei 15 bis 30 Minuten, und zwar wurde entweder die Temperatur der umgebenden Luft, resp. des Bodens, oder die des Wassers bestimmt, in welches die Pflanzentheile eingetaucht waren. Die Columnen A geben die höchsten beobachteten nicht tödtlichen, B die niedersten tödtlichen Temperaturen an.

Versuche mit Topfpflanzen.

	Im Wasser		Im Boden		Beblätterter Stengel in Wasser	
	A	B	A	B	A	B
Zea mais	45,5 ° C.	47,0 ° C.	50,1 ° C.	52,2 ° C.	46,0 ° C.	46,8 ° C.
Tropaeolum majus	45,5 »	47,0 »	50,5 »	52,0 »	44,1 »	45,8 »
Citrus aurantium	47,8 »	50,5 »			50,3 »	52,5 »
Phaseolus vulgaris	45,5 »	47,0 »	50,0 »	51,5 »		

Ausser in den schon citirten Arbeiten finden sich weitere Angaben u. a. bei Meyen (Physiologie 1838, Bd. 2 p. 313), Edwards und Colin (Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér., Bd. I, p. 263); Heinrich (Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 148 für Hottonia); Velten (Flora 1876, p. 212 für Vallisneria); Scheltinga (Bot. Jahresb. 1876 p. 719 Wasserpflanzen); J. Schmitz (Linnaea 1843, Bd. 17, p. 478 Sphaeria carpophila); M. Schultze (Protoplasma d. Rhizopoden und Pflanzenzellen 1863, p. 48 Beobachtungen am Protoplasma von Haaren u. s. w.); Strasburger (Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878 p. 64 für Schwärmzellen). Nach Kühne (Untersuch. über d. Protoplasma) gehen Plasmodien

1) Literatur bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 229. Vgl. auch de Candolle l. c., Sachs, Flora 1864, p. 5; Edwards u. Colin, Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér, Bd. 1, p. 267.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 783.

3) Nach Bialoblocki (Einfluss der Bodenwärme auf die Entwicklung einiger Culturpflanzen. Dissertation 1872) gingen in constanter Bodentemperatur von 50° C. die Wurzeln von Roggen, Gerste, Weizen nach einigen Tagen zu Grunde.

4) Neumann, Adansonia, 1860—62, p. 320; H. Hoffmann, Bot. Ztg. 1872, p. 120.

5) Matériaux pour l. connaissance de l'influence d. l. température sur l. plantes 1870, 3. (Archiv. Néerlandaises, Bd. 5).

Versuch mit isolirten Pflanzen, resp. Pflanzentheilen.

		In Wasser		In Luft	
		A	B	A	B
Iris florentina	Spitze des Blattes	49,0 ° C.	49,7 ° C.	53,2 ° C.	55,0 ° C.
	Basis desselben	49.7 »	51,5 »	55,0 »	57,3 (?) »
Vinca minor	Junges Blatt	46,2 »	47,8 »		53,3 »
	Altes Blatt	47,8 »	50,1 »	53,0 »	55,0 »
Iris sambucina	Spitze des Blattes	50,1 »	52,1 »	55,0 »	57,0 »
	Basis desselben	52,1 »			
Physcomytrium pyriforme		46,4 »	47,5 »		
Funaria hygrometrica		40,2 »	43,4 »		
Marchantia polymorpha		44,9 »	46,4 »		
Oedogonium spec.		42,2 »	44,2 »		
Oscillaria Fröhlichii, anguina u. chlorina		43,4 »	45,1 »		

von Aethalium septicum schon nach 2 Minuten langem Erwärmen auf 40° C., von Didymium serpula nach kurzem Erwärmen auf 35° C. zu Grunde.

Ob plötzliche Schwankungen höherer Temperaturgrade Tödtung erzielen können, ist noch fraglich (vgl. II, § 82).

Die grosse Widerstandsfähigkeit trockener Pflanzentheile wurde bereits von Spallanzani[1]) constatirt und ferner mehrfach, so von Edwards und Colin[2]), Fr. Haberlandt[3]), Fiedler[4]), Krasan[5]), Velten[6]), Just[7]), Höhnel[8]) an Samen, an Pilzen und deren Sporen von Payen[9]), H. Hoffmann[10]), Pasteur[11]), Nägeli[12]) und Schindler[13]) verfolgt. Diese Untersuchungen beziehen sich zum Theil nur auf lufttrockene Samen, Krasan, Just, Höhnel entzogen dem Samen aber auch alles Wasser, bevor sie dieselben hohen Temperaturgraden aussetzten. Die vollkommen trocknen Samen hielten längere Zeit 100° C., zumeist 110° C., vorübergehend selbst 120° C. ohne Einbusse ihrer Keimfähigkeit aus, und zwar zeigten in dieser Hinsicht stärke- und ölhaltige Samen keinen Unterschied. Auch für Pilzsporen haben Pasteur und Hoffmann ein ähnliches Verhalten entdeckt und jedenfalls ist einige Zeit dauernde Erwärmung auf 130° C. nöthig, um eine sichere Tödtung trockener Samen, Pilzsporen, Spaltpilze u. s. w. [14]) zu erzielen. An die Tödtungstemperatur streifende Erwärmung hat übrigens, wie auch bei einer Schädigung turgescenter Pflanzentheile, eine verlangsamte Keimung der Samen (Just, Höhnel, Krasan) und der Sporen (Pasteur) zur Folge.

1) Opuscules d. physique animale et végétale traduit par Senebier 1777, Bd. 1. p. 58, 61.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér., Bd. 1, p. 264.

3) Allgemeine Land- und Forstw. Zeitung 1863, Bd. I, p. 389.

4) Mitgetheilt in Sachs, Experimentalphysiol 1865, p. 66.

5) Beiträge zur Physiolog. d. Pflanzen 1873, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 78, Abth. 1.

6) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 74.

7) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 311.

8) Haberlandt's wissenschaftl. prakt. Unters. 1877, Bd. 2, p. 77.

9) Cit. bei Sachs, Flora 1864, p. 8.

10) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 324.

11) Annal. d. chim. et d. physique 1862, III sér, Bd. 64, p. 90.

12) Die niederen Pilze 1877, p. 202.

13) Forschungen auf d. Gebiete d. Agriculturphysik 1880, Bd. 3, p. 288.

14) Lufttrockene Hefe wird nach Manassein (Wiesner, Mikroskop. Untersuch. 1872, p. 122) bei 115°—120° C. getödtet. H. Hoffmann's Angabe (Botan. Untersuch. von Karsten 1867, I, p. 360), dass Hefe vorübergehend 215° C. aushalte, beruht wohl auf einem Irrthum.

Schon ein geringer Wassergehalt macht die Pflanzen weniger resistent und lufttrockene Samen werden, wie Edwards und Colin u. A. fanden, öfters schon bei 75° C., bei etwas grösserem Wassergehalt schon bei geringerer Temperatur getödtet. In Samen brasilianischer Medicago-Arten, die nach Pouchet[1]) 4 stündigen Aufenthalt in siedendem Wasser ohne Verlust der Keimkraft vertrugen, dürfte wohl Wasser seinen Weg nicht gefunden haben, und in der That können die Hüllen längere Zeit die Quellung vermeiden, welche an Früchten von Polygonum orientale nach 1/2 stündigem Sieden, wie Nobbe[2]) mittheilt, noch nicht eingetreten war.

Kältewirkungen.

§ 93. Gegen niedere Temperatur sind wasserdurchtränkte Pflanzen und Pflanzentheile in sehr ungleichem Grade widerstandsfähig, denn während manche Gewächse sehr leicht durch Frost getödtet werden, überdauern andere selbst den kältesten Winter, und Spaltpilze wurden durch Temperaturerniedrigung unter —100° C. nicht getödtet. Völlig ausgetrocknete Pflanzen scheint kein Kältegrad zu schädigen.

Aeussere Verhältnisse sind für die Resistenz gegen niedere Temperaturen mehr oder weniger bedeutungsvoll, und auch die Schnelligkeit des Temperaturwechsels ist ein unter Umständen gewichtiger Factor. Denn manche Pflanzen, in denen bei niederer Temperatur Eis reichlich gebildet wurde, können bei langsamem Aufthauen am Leben erhalten werden, während sie bei schnellem Aufthauen getödtet werden. Andere Pflanzen freilich werden schon durch das Gefrieren getödtet, und dann treten natürlich mit dem Aufthauen, mag dieses noch so langsam vor sich gehen, die Symptome des Todes auf, übrigens werden auch viele bei tiefer Temperatur gefrorne Pflanzen durch kein noch so schnelles Aufthauen getödtet. So leben u. a. Bellis perennis, Stellaria media weiter, die bei 7—8° C. steif gefroren, durch Einbringen in ein warmes Zimmer in etwa 1/4 Stunde aufthauen, ein solches Aufthauen beschädigt auch nicht die zum Aushalten im Winter bestimmten Aeste der Tanne, der Eiche u. s. w., und bei plötzlichem Zutritt der Sonnenstrahlen werden diese Pflanzen in der Natur öfters gleichfalls schnell aufgethaut, ebenso wie Ranunculus glacialis, Gentiana nivalis u. a. Pflanzen, die im Hochgebirge nicht selten in Sommernächten so steif gefrieren, dass sie spröde wie Glas beim Biegen zerbrechen[3]). Bacterien sah Frisch sogar wieder sogleich in Bewegung, als ein Stückchen der 59° C. kalten Eismasse, in welche sie eingefroren waren, in weniger als einer Minute zum Aufthauen kam[4]). Eine tiefe Abkühlung, auch eine solche, welche Eisbildung in der Pflanze erzeugt, hat somit eine Schädigung des Organismus nicht nothwendig zur Folge, und es muss deshalb die Eisbildung in der Pflanze, das Gefrieren, von der durch Kälte (oder Aufthauen) erzielten Tödtung, dem Erfrieren, wohl unterschieden werden.

Duhamel[5]) leitete aus den Beobachtungen im Freien ab, dass schnelles Aufthauen den

1) Compt. rend. 1866, Bd. 63, p. 939. 2) Samenkunde 1876, p. 228.

3) Dass steif gefrorene Pflanzen nach dem Aufthauen noch lebend sein können, ist schon lange bekannt, vgl. z. B. Duhamel, Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 298; Göppert, die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 11, 228 etc.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1877, Bd. 75, Abth. 3, p. 257.

5) Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 277.

Tod gefrorener Pflanzen herbeiführen kann. Näher hat dann Sachs[1]) dieses constatirt, indem er bei—5—7,5° C. gefrorene Blätter von Runkelrüben, Raps, Kohl, Phaseolus, Faba theilweise schnell, theilweise sehr langsam aufthauen liess. In Wasser von + 7,5° C. bis 12,5° C. gebracht, wurden die Blätter getödtet, während sie am Leben blieben, wenn sie in Wasser von 0°C. kamen, in dem sie sich sogleich mit einer Eiskruste überzogen und weiterhin, während das Wasser in 0 bis 3,7° C. warmem Raum stand, langsam aufthauten. Bei solcher Behandlung erfroren Stücke von Rüben und Kürbisfrüchten gewöhnlich, während sie am Leben blieben, als sie in Wasser liegend zum Gefrieren gebracht wurden und das Aufthauen des umschliessenden Eisklumpens in etwa 24 Stunden erfolgte. Man begreift, warum bei solchem Verhalten locale Erwärmung durch Anfassen eine Tödtung der berührten Stelle herbeiführen kann[2]).

Eine Tödtung durch Gefrieren demonstriren die Blüthen von Phajus, Calanthe und manchen anderen Orchideen, in denen mit dem Tode durch Indigobildung Blaufärbung eintritt, welche also hier die Tödtung anzeigt. Diese Blaufärbung stellt sich, wie Göppert[3]) fand, in den gefrorenen Blüthen ein, und nach den Erfahrungen H. Müller's[4]) an Phajus grandifolius scheint die durch Bläuung angezeigte Tödtung dieser Blüthe namentlich dann zu erfolgen, wenn nach der ersten Eisbildung noch weiter abgekühlt wird. Eine Blüthe, an welcher diese Abkühlung nicht weit getrieben wurde, blieb auch nach dem langsamen Aufthauen ungefärbt. Nach Kunisch[5]) kommt diese Bläufärbung auch beim genügenden Abkühlen in einer Atmosphäre von Kohlensäure zu Stande, und demgemäss entsteht mit Tödtung der Zelle Indigo aus dem in der Pflanze enthaltenen Chromogen ohne Mitwirkung von Sauerstoff.

Zweifellos werden bei genügender Temperaturerniedrigung noch andere Pflanzen zu Grunde gehen, denen man in gefrorenem Zustand die Tödtung nicht ansieht. Gewiss wenigstens ist, dass manche gefrorene Pflanzen durch langsames Aufthauen sich nicht am Leben erhalten liessen[6]), und wenn mit Verzögerung dieses Prozesses vielleicht in einzelnen Fällen ein positives Resultat erhalten worden wäre, so ist das doch kein Grund, immer das Aufthauen als Ursache der Tödtung anzusprechen. Sachs (l. c.), der zu solcher Annahme neigte, war also ebensowohl im Irrthum, als Göppert[7]), der alle Tödtung durch das Gefrieren zu Stande kommen lässt.

Ob auch eine schnelle Senkung der Temperatur unter den Gefrierpunkt einen schädlichen Einfluss haben kann, ist nicht untersucht, doch eher wahrscheinlich. (Ueber Einfluss von Temperaturschwankungen oberhalb des Gefrierpunktes vgl. II, § 82). Wiederholtes Gefrieren und Aufthauen vermag übrigens schädlich zu wirken, und nach Göppert[8]) wurden u. a. Lamium purpureum, Stellaria media, Helleborus niger u. s. w. getödtet, wenn sie mehr als sechsmal hintereinander bei 3—4° R. gefroren und in einem Zimmer aufthauten, während diese Pflanzen im Freien 9—10° R., z. Th. 12—15° R. Kälte aushielten.

---

1) Bericht d. Verhandlg. d. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 27; Versuchsstationen 1860, Bd. 2, p. 175.

2) Natürlich können auch mechanische Beschädigungen durch Druck hervorgerufen werden, die Kunisch (Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen 1880, p. 47), allein beobachtet zu haben scheint.

3) Bot. Ztg. 1871, p. 399.

4) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 162, 166. — Prillieux (Bullet. d. l. soc. bot. 1872, Bd. 19, p. 152) gibt an, Blaufärbung nur beim Aufthauen beobachtet zu haben, was in den ausgeführten Experimenten recht wohl möglich gewesen sein kann.

5) Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen. Dissertation 1880, p. 37, 54. — Die Blaufärbung durch Indigo erkannte Marquart (1835); dass sie bei beliebig erzielter Tödtung erfolgt, geht aus Versuchen Bommer's (Bot. Jahresb. 1874, p. 869) hervor.

6) Vgl. Göppert, Wärmeentwicklung 1830, p. 232, Bot. Ztg. 1871, p. 72.

7) L. c. 1830, p. 44 u. Bot. Ztg. 1871. Ebenso Kunisch l. c., p. 42. — Auch nach der irrigen Annahme H. Hoffmann's (Grundzüge d. Pflanzenklimatologie 1875, p. 325), die mit dem Gefrieren aus dem Zellsaft gasförmig ausgeschiedene Luft bewirke die Tödtung, würde diese mit der Temperaturerniedrigung herbeigeführt.

8) Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanze 1830, p. 62.

Die Dauer der Kältewirkung ist offenbar so gut wie die Dauer einer höheren Erwärmung nicht ohne Bedeutung, und wenigstens nach den im Freien angestellten Beobachtungen, in denen allerdings verschiedene Umstände mitwirken können, wurden nach Göppert[1]) Pflanzen durch eine kurz dauernde Kälte von 2 bis 3° R. nicht geschädigt, die zu Grunde gingen, als sie —1° R. während 24—48 Stunden ausgesetzt waren. In solcher Temperatur, in der Eis wohl nicht in der Pflanze gebildet war (vgl. II, § 94), dürfte, auch wenn die Temperaturerniedrigung nicht direct schädlich wirken sollte, die Pflanze endlich der Hemmung der Thätigkeit halber zu Grunde gehen, indess mag das Leben nur allmählich vernichtet werden, weil niedere Temperatur im Allgemeinen alle Prozesse hemmt. Mit weitgehender Eisbildung dagegen dürfte das Leben, in den durch das Gefrieren nicht geschädigten Pflanzen, conservirt werden, wenn auch nicht unbegrenzt, da selbst in lufttrockenen Samen endlich die Keimkraft verloren geht und in gewöhnlichen Kältegraden nicht alle Flüssigkeit in der Pflanze zu Eis erstarrt (vgl. II, § 94). An entscheidenden Erfahrungen in dieser Hinsicht fehlt es noch ganz, doch sind im hohen Norden perennirende Gewächse sicher ein gutes Theil des Jahres dauernd stark gefroren[2]), und nach dem Zurückweichen eines Gletschers in Chamounix wuchsen Trifolium alpinum, caespitosum, Geum montanum, Cerastium latifolium weiter, die von dem vorrückenden Gletscher 4 Jahre zuvor bedeckt, und während dieser Zeit in den Sommermonaten wohl sicher öfters auf oder über Null unter dem Eise erwärmt worden waren[3]).

Schon vorhin ist mitgetheilt, dass die Blüthen von Phajus, nach der Eisbildung in der Pflanze, durch weitere Erniedrigung der Temperatur getödtet zu werden scheinen. Das Gleiche mag wohl in vielen der von Göppert[4]) angeführten Beispiele der Fall gewesen sein, in denen die gefrorenen Pflanzen durch tiefere Senkung der Temperatur zu Grunde gingen, doch wurde die Tödtung dieser erst nach dem Aufthauen bemerkt und nicht näher ermittelt, in weit letzteres schädigenden Einfluss ausübte. Jedenfalls ist nicht, wie Nägeli[5]) annahm, die weitere Temperaturerniedrigung der steif gefrorenen Pflanze gleichgültig, da in dieser, wie im folgenden Paragraphen gezeigt wird, noch Flüssigkeit enthalten ist und die Eismenge mit Senkung der Temperatur zunimmt.

Da das Erfrieren an Eisbildung innerhalb der Zelle nicht gekettet ist (vgl. II, § 94), so ist es auch nicht unmöglich, dass empfindliche Pflanzen schon durch eine den Nullpunkt nicht erreichende Erniedrigung der Temperatur geschädigt werden können. Entscheidende Versuche gibt es aber nicht, denn Pflanzen, die im Freien in einer Luft erfrieren, deren Temperatur über dem Gefrierpunkt blieb, können sehr wohl durch Strahlung u. s. w. tiefer abgekühlt gewesen sein (vgl. II, § 88). Eine allmählich eintretende Schädigung ist übrigens an solchen Pflanzen zu erwarten, die durch Temperaturen über Null längere Zeit functionslos gehalten werden.

Die spezifisch ungleiche Widerstandsfähigkeit zeigt die Wirkung einer jeden Frostnacht. So pflegen u. a., schon wenn die Temperatur nur auf 2—3° Kälte sinkt, er-

1) L. c. 1830, p. 63.
2) Vgl. Göppert, Bot. Ztg. 1871, p. 57.
3) v. Charpentier, Bot. Ztg. 1843, p. 13.
4) Wärmeentwicklung 1830, p. 93; Bot. Ztg. 1871, p. 73.
5) Sitzungsb. d. Münchner Akadem. 1861, 1, p. 271.

froren zu sein: Cucumis sativus, Cucurbita pepo, Ricinus, Impatiens balsamina, Phaseolus nanus, Dahlia variabilis, während Bellis perennis, Stellaria media, Senecio vulgaris erst bei tieferen Kältegraden getödtet werden [1]). Auch die zum Ausdauern bestimmten Holzgewächse haben bei uns, und noch mehr im hohen Norden, tiefe und anhaltende Kältegrade auszuhalten, gegen welche die frei in die Luft ragenden Theile durch eine Schneedecke nicht geschützt sind. Tropische Bäume und Kräuter sind theilweise allerdings ziemlich empfindlich gegen Kälte, doch widerstehen viele ebenso gut, als einheimische einjährige, und somit zum Absterben im Herbst bestimmte Pflanzen.[2]).

An allen Pflanzen sind wiederum verschiedene Theile, und diese mit ihrem Entwicklungsstadium, ungleich empfindlich. Blätter und Blüthen der einheimischen Bäume erfrieren bekanntlich ziemlich leicht, in der Knospe aber hielten diese jugendlichen Organe hohe Winterkälte aus, und die ausgebildeten Blätter sind oft merklich widerstandsfähiger als die in Entwicklung begriffenen Blätter[3]). Auch junge Zweige von Bäumen und Sträuchern leiden verhältnissmässig leichter durch Kälte und widerstehen dieser im Herbste schlechter, wenn Frühfröste eintreten, ehe das Holz den für die winterliche Ruhe bestimmten Zustand annahm. Die verhältnissmässig geringere Ruhezeit durchmachenden und normalerweise geringeren Kälteextremen ausgesetzten Wurzeln pflegen weniger resistent als die Zweige zu sein[4]).

Bedeutungsvoll sind auch die vorausgegangenen Culturbedingungen, indem bei höherer Temperatur erzogene Pflanzen im Allgemeinen schlechter als die bei niederer Temperatur erzogenen Pflanzen der Kälte zu widerstehen scheinen. So erfroren nach G. Haberlandt[5]) bei 18—20° C. erzogene Keimpflanzen viel leichter, als bei 8°C. erwachsene Keimlinge, und nach Göppert[6]) gingen Senecio vulgaris, Poa annua, Fumaria officinalis, die im November und December bis — 9° R. ausgehalten hatten, schon bei — 7° R. zu Grunde, nachdem sie 15 Tage in einem warmen Gewächshaus zugebracht hatten. Uebrigens influiren auch andere äussere Verhältnisse auf die Eigenschaften der Pflanzen, und Duhamel[7]) bemerkte u. a., dass die Zweige von Holzpflanzen nach einem kühlen und feuchten Sommer weniger gut der Kälte widerstanden. Eine geringere Widerstandsfähigkeit scheint auch den etiolirten Pflanzen zuzukommen.

In gleicher Weise finden sich unter den höheren und niederen Cryptogamen in höherem oder geringerem Grade widerstandsfähige Pflanzen und Pflanzentheile. Viele Laubmoose, Lebermoose und Flechten werden bekanntlich, ohne an nackten Felsen und Baumstämmen vom Schnee gedeckt zu sein, durch keine Kälte bei uns und im höchsten Norden getödtet, doch erfrieren die in Entwicklung begriffenen Seten mancher Laubmoose. Spaltpilze wurden selbst durch eine Kälte bis — 113°C., die vermittelst Aether und fester Kohlensäure im luftleeren Raum erzielt war, nicht geschädigt, auch nicht wenn das Aufthauen sehr schnell erfolgte[8]). Hefezellen müssen sich wohl je nach Culturbedingungen oder Entwicklungsstadien verschieden verhalten, da nach Schuhmacher[9]) — 113,7° C. nur einen Theil der Hefezellen tödtete und nach Melsens[10]) nach Abkühlung auf — 91° C. die Gährwirkung nur etwas verlangsamt war. Unter den grösseren Hutpilzen finden sich sowohl leichter erfrierende, als auch sehr widerstandsfähige Pflanzen[11]). Solchen Differenzen begegnen wir

---

1) Beobachtungen u. a. bei Göppert, Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 94, u. Bot. Ztg. 1875, p. 613.

2) Vgl. Karsten, Bot. Ztg. 1861, p. 289; Göppert, Botan. Jahresb. 1873, p. 263. Naudin, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI sér, Bd. 5, p. 823.

3) Vgl. Göppert, l. c. 1830, p. 18. — Ueber locale Schädigungen im Innern von Stämmen vgl. Frank, Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 195.

4) Mohl, Bot. Ztg. 1848, p. 6; 1862, p. 324.

5) Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48, u. Fr. Haberlandt, ibid. p. 49.

6) L. c. 1830, p. 63. 7) Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 270.

8) Schuhmacher, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 70, Abth. I, p. 177; Frisch, ebenda 1880, Bd. 80, Abth. 3, p. 77, u. 1877, Bd. 75, Abth. 3, p. 257. Vgl. auch Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 30.

9) L. c., p. 173. 10) Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 631.

11) Vgl. J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 445, u. Fries, Ann. d. scienc. naturell. 1859, IV sér, Bd. 12, p. 304; Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 614. Verhältnissmässig leicht

auch unter den Algen, denn Protococcus nivalis wurde nach Göppert durch Abkühlung auf — 36° (? C.) nicht geschädigt und Diatomeen litten nach Schumann nicht bei — 20°[1]. Dagegen erfrieren Spirogyra, manche Confervenarten verhältnissmässig leicht, und die Schwärmer von Ulothrix, Haematococcus u. a. gehen zu Grunde, wenn das Wasser bei — 1° C. gefriert[2], obgleich die Schwärmer von Ulothrix sich noch in Wasser von 0° bewegen.

Wassergehalt. Pflanzentheile, die ein Austrocknen vertragen, scheinen im ausgetrockneten Zustand durch niedere Temperatur nicht geschädigt zu werden. De Candolle und Pictet[3] fanden die Keimkraft von Sinapis alba, Lepidium sativum, Triticum vulgare u. a. Samen nicht beeinträchtigt, als diese mit Hülfe von flüssigem Stickoxydul auf — 80° C. abgekühlt worden waren. Zu gleichem Resultat kamen schon Göppert[4], der eine Kälte von 35° R., sowie Edwards und Colin[5], die eine unter dem Gefrierpunkt des Quecksilbers liegende Temperatur anwandten. Mit der Wasseraufnahme werden aber, wie aus den Untersuchungen Göppert's (l. c., p. 45) und Fr. Haberlandt's hervorgeht, Samen gegen Kälte empfindlich, und in völlig gequollenem Zustand erfrieren die Samen am leichtesten, sind indess im Allgemeinen widerstandsfähiger als die Keimlinge derselben Art[7]. Nimmt nun mit dem Wassergehalt die Resistenz ab, und werden auch viele saftreiche Pflanzen relativ leicht durch Kälte geschädigt[8], so ist doch die Widerstandsfähigkeit turgescenter Pflanzen nicht allein vom Wassergehalt abhängig, denn u. a. vertragen manche saftreiche Crassulaceen hohe Kältegrade. Für die Widerstandsfähigkeit von Winterknospen u. s. w. mag immerhin der geringere Wassergehalt ein bedeutungsvoller Factor sein.

Ein Erfrieren bei Temperaturen über Null ist bis dahin nicht bekannt, da die positiven Angaben von Bierkander[9] Hardy[10] u. A. nur auf Beobachtungen der Lufttemperatur basirt sind, welche die Wärme des Pflanzenkörpers nicht anzeigt, weil dieser durch verschiedene Ursachen, insbesondere durch Strahlung in kalten Nächten, erheblich abgekühlt werden kann (vgl. II, p. 416). Diese Abkühlung wird wohl auch die Ursache gewesen sein, dass Bierkander bei + 1—2° ein Erfrieren von Cucumis sativus, Cucurbita pepo, Portulaca oleracea u. a. beobachtete, denn diese Pflanzen wurden nicht getödtet, als sie de Vries[11] durch $^1/_4$ stündiges Eintauchen in Eiswasser auf Null abkühlte.

Das Anzünden rauchender Feuer, welches als Schutz gegen Erfrieren in hellen Nächten schon Plinius kannte und welches schon vor der Entdeckung Perus in diesem Lande gebräuchlich war[12], vermag zu nützen, indem es die Abkühlung der Pflanzen durch Verminderung der Strahlung gegen den Weltenraum mässigt. Deshalb muss auch, wie David[13] fand, die Räucherung bereits am Abend beginnen, doch kann Trübung der Luft am Morgen von Bedeutung werden, um den Zutritt der Sonnenstrahlen zu dämpfen und ein zu rasches Auf-

---

erfrieren auch die Plasmodien von Aethalium u. Didymium, Kühne, Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 88.

1) Nach Göppert, Bot. Ztg. 1875, p. 615.

2) Strasburger, Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 62.

3) Archiv. d. scienc. physiques et naturell. d. Genève 1879, III sér, Bd. 2, p. 629.

4) Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 52.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1834, II sér, Bd. 1, p. 261.

6) Frühling, Landwirthschaftl. Zeitung 1874, Bd. 23, p. 514.

7) G. Haberlandt, die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 48. — Nach Hoffmann (Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 321) ertrugen die im Wasser liegenden Sporen von Uredo, Penicillium, Botrytis ein Gefrieren, bei dem die gekeimten Sporen zu Grunde gingen. 8) Vgl. auch de Candolle, Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1103.

9) Vgl. Göppert, l. c. 1830, p. 124. 10) Bot. Ztg. 1854, p. 202.

11) Matériaux pour la connaissance de l'influence d. l. température 1870, p. 4. Separatabz. aus Archives Néerlandaises Bd. 5. — Eine Schädigung der Pflanzen kann übrigens durch Welken erzielt werden, wenn bei etwas über Null liegender Temperatur die Wurzeln zu wenig Wasser aufnehmen, um den Transpirationsverlust zu decken. Auch das Austrocknen gefrorner Pflanzen durch Wind etc. kann schädigend wirken, Göppert, l. c., 1830, p. 58.

12) Vgl. Göppert l. c., 1830, p. 230; Boussingault, Agronom., Chim. agricole et Physiol. 1861, Bd. 2, p. 384.

13) Bot. Jahresb. 1875, p. 982.

thauen zu vermeiden, dessen tödtliche Wirkung bei mässigem Frost im Frühjahr sich zuweilen darin zu erkennen gibt, dass nur an den von der Morgensonne getroffenen Gehängen eines Waldes die jungen Blätter erfroren sind[1]). Durch Verlangsamung des Aufthauens schützt offenbar auch das in der Praxis übliche Uebergiessen gefrorener Pflanzen mit Wasser am frühen Morgen, da das um die Pflanzentheile gebildete Eis die Erwärmung retardirt[2]). Indem wir auf den durch Ueberdeckung der Pflanzen gewährten Schutz nicht eingehen, sei nur darauf hingewiesen, dass Besonnung, schlechte Wärmeleitung von Rindenund Korkschichten[3]) gewissen Schutz gewähren, ebenso, wie p. 259 mitgetheilt ist, die nyctitropischen Bewegungen, indem sie mit dem Aneinanderlegen der Blätter durch Verkleinerung der Oberfläche die Strahlung herabdrücken.

Anderweitige indirecte Schädigungen durch Frost, wie das Auswintern der Saaten, sind bei Frank[4]) besprochen.

Eisbildung in der Pflanze.

§ 94. Mit genügender Erniedrigung der Temperatur, öfters übrigens erst nachdem die Wärme einige Grade unter Null gesunken ist, bildet sich in den Pflanzen, die ja mehr oder weniger die Temperatur ihrer Umgebung annehmen (II, § 88), Eis, das häufig in sichtbaren Massen auftritt, ferner durch Steifwerden der gefrorenen Pflanzentheile, auch durch den weiterhin zu besprechenden Gang der Temperatur beim Gefrieren und Aufthauen sich zu erkennen gibt[5]).

Bei sehr schneller Abkühlung kann Eis innerhalb der Zellen entstehen, zumeist aber bildet es sich ausserhalb der Zellen, die ihren flüssigen Inhalt bewahren, und es ist noch unbekannt, durch welche Kältegrade alle Flüssigkeit in der Pflanze zum Erstarren gebracht wird. Die ausserhalb der Zellen sich findenden Eismassen bestehen durchgehends aus zu ihrer Ansatzstelle senkrechten Säulen, die zu grösseren Massen vereinigt sein können, zwischen denen während des Gefrierens ausgeschiedene Luftblasen sich finden. Diese Eismassen ragen entweder in präexistirende Lufträume oder drängen auch Zellen, ohne diese selbst zu zerreissen, auseinander, schaffen also Hohlräume, die beim Aufthauen theilweise oder fast ganz sich schliessen, jedoch fixirt werden, wenn man das gefrorne Stück in kalten Alkohol wirft und in diesem aufthauen lässt. Mit reichlicher Eisbildung kommt gelegentlich Zersprengung der peripherischen Gewebe zu Stande, und Eismassen treten dann aus dem die Epidermis durchsetzenden Risse, wie u. a. Prillieux[6]) an Stengeln von Hortensia, Nonnea flavescens u. a. fand, und analogen Ursprung haben offenbar zum guten Theil die oft ansehnlichen Eismassen, welche verschiedene Autoren[7]) aus gefrorenen Pflanzen hervorgetreten fanden. Analog wie in den Intercellularen, bilden sich auch Eismassen auf der Schnittfläche saftiger Pflanzentheile,

---

1) Vgl. auch Duhamel, Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 277.

2) Sachs, Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 178.

3) Vgl. H. Müller, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 173.

4) Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 204.

5) Gegenüber Hunter u. Anderen, welche die Entstehung von Eis in der Pflanze leugneten, wurde dessen Bildung im Pflanzenkörper festgestellt von Schübler u. seinen Schülern (1823, 1826). Vgl. Göppert, Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 138, 160.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér, Bd. 12, p. 129.

7) Die bezüglichen Beobachtungen von Elliot, Herschel, Dana, le Conte sind mitgetheilt bei Caspary (Bot. Ztg. 1854, p. 665) und Sachs, Berichte über d. Verhandlg. d. Ges. d. Wissenschaft. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 10.

wenn z. B. Stücke von Rüben, Kürbissen u. s. w. im feuchten Raum langsam zum Gefrieren gebracht werden[1]).

Die Eismassen innerhalb und ausserhalb der Pflanzen fallen im Allgemeinen um so ansehnlicher aus, je langsamer das Gefrieren stattfindet, und im günstigen Falle können bis zu 1 cm hohe kammartige Massen aus den Stengeltheilen hervorragen. Innerhalb der Stengel pflegen sich die Eismassen an spezifisch bestimmten Stellen zu sammeln, d. h. da, wo entweder schon grössere Intercellularräume vorhanden sind oder die Zellen besonders leicht durch die in den Intercellularen entstehenden Eismassen auseinander gedrängt werden. So bilden sich nach Prillieux im Stengel der Labiaten vielfach unter der Epidermis 4 Eismassen, die durch das festere collenchymatische Gewebe der Stengelkanten von einander getrennt sind. Im Stengel von Senecio crassifolius treten unter der Epidermis gewöhnlich 5 einzelne Eismassen auf, im Stengel von Scrophularieen bildet sich häufig ein Ringmantel aus Eis unter der Oberhaut[2]). Im Blattstiel von Cynara scolymus (Fig. 43) entstehen gleichfalls Eismassen unter der Epidermis, ausserdem zerreisst, und zwar theilweise schon zuvor, das Innengewebe, so dass jeder Fibrovasalstrang von einer Parenchymmasse umschlossen ist, aus welcher Eisnadeln in die luftführenden Räume hervorragen. Ausser Sachs und Prillieux hat noch H. Müller[3]) diese Eisbildung und im Näheren das Auseinanderdrängen von Zellen durch sich bildende Eismassen verfolgt. Dabei pflegen reihenförmig angeordnete Zellen in Richtung dieser Reihen von einander gespalten zu werden, indem gewöhnlich zunächst in den präformirten kleinen Intercellularen die Bildung des wie ein Keil wirkenden Eises beginnt[4]). Diese Eisbildung konnte Müller an Schnitten direct verfolgen, als das Mikroskop in einem kalten Raum, in einem doppelwandigen Zinkkasten, gehalten wurde, dessen Wandungsraum mit einer Kältemischung erfüllt war. Auf diese Weise lässt sich bei schneller Abkühlung auch die Eisbildung innerhalb der Zellen erkennen.



Fig. 43. Querschnitt eines langsam gefrornen Blattstiels von Cynara scolymus. (Nach Sachs.) *e* Epidermis, *g* Parenchym, innerhalb dessen die weiss gelassenen Querschnitte der Fibrovasalstränge liegen. Auf dem Parenchym haben sich die Eismassen *K K* gebildet, welche in die schwarz gehaltenen Hohlräume ragen.

Die schon von Göppert[5]) beobachtete Eisbildung innerhalb der Zellen verfolgte H. Müller[6]), indem er unter dem Mikroskop liegende feine Schnitte durch Rüben, Zwiebeln u. s. w. schnell unter —10° C. abkühlte. Es schossen dann in der Zelle Eisnadeln an, und die in der Zelle ausgeschiedenen, nach schnellem Aufthauen noch bemerklichen Luftblasen bezeugten gleichfalls, dass in der Zelle Eis gebildet worden war. Dieses wird bei genügender Abkühlung, sowohl im Zellsaft als im Protoplasma, entstehen können, welches letztere in den stark abgekühlten Plasmodien von Aethalium und Didymium Kühne[7]), offenbar durch Eisbildung im Innern, erstarrt und gitterartig gezeichnet fand.

1) Sachs, l. c., p. 1.

2) Näheres Prillieux, l. c., vgl. auch Frank, die Krankheiten der Pflanzen 1880, p. 178.

3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 135. — Auf die vortheilhafte Anordnung der Zellen in perennirenden Blättern von Sempervivum hat Frank (l. c., p. 181) aufmerksam gemacht.

4) So wird auch durch Gefrieren das Abfallen mancher Blätter im Herbste beschleunigt. Vgl. II, § 26, u. H. Müller, l. c., p. 137 u. 153.

5) Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 26, und Regel's Gartenflora 1879, p. 260.

6) L. c., p. 184. — Bei ziemlich schneller Abkühlung von Nitella syncarpa scheint Kunisch (Ueber die tödtliche Einwirkung niederer Temperaturen 1880, p. 21) Eisbildung nur ausserhalb der Zellen beobachtet zu haben. Cohn (Bot. Ztg. 1871, p. 724) hält dagegen für wahrscheinlich, dass innerhalb der Internodialzellen von Nitella schon bei 3—4° Kälte Eis entsteht.

7) Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 88.

Die mitgetheilten Thatsachen werden vollständig verständlich, wenn, wie es ja die Erfahrungen fordern, die Eisbildung leichter ausserhalb als innerhalb der Zellen erfolgt. Ausserhalb der Zellen muss nun, wie es Sachs[1]) zuerst richtig betonte, die dünne Wasserschicht gefrieren, welche gegen die dampfgesättigten Intercellularräume hin die Zellwand überzieht. Eine solche Eisbildung wirkt aber wie eine Wasserentziehung, und zur Herstellung des Gleichgewichts wird Wasser aus dem Zellinnern nachströmen, das gleichfalls erstarrt. Da nun in der Zelle die gelösten Stoffe zurückgehalten sind, wird der Zellinhalt allmählich eine concentrirtere Lösung, während das ausserhalb entstehende Eis fast reines Wasser ist, u. a. fand Sachs[2]) für das an der Oberfläche von Blattstielstücken der Artischoke, H. Müller[3]) für das an Schnittflächen der Runkelrübe gesammelte Eis ungefähr 1 pro mille an festen Bestandtheilen. Durch diese Wasserentziehung wird also der Zellsaft concentrirter, und damit dessen Gefrierpunkt erniedrigt, so dass bei allmählicher Abkühlung die Eisbildung in jenem unterbleibt, die aber erzielt wird, wenn bei schneller Temperaturerniedrigung der Zellinhalt auf die zum Gefrieren nöthige Temperatur gebracht wird, weil nicht so schnell die das Gefrieren regulirende, von der Eisbildung ausserhalb der Zelle abhängende Concentrirung des Zellinhaltes fortzuschreiten vermag.

Bei constanter Temperatur bildet sich nur ein gewisses Quantum Eis ausserhalb der Zellen (natürlich eventuell auch innerhalb), das mit weiterer Temperaturerniedrigung, wie auch Sachs und H. Müller beobachteten, vermehrt wird. Es erklärt sich dieses einfach daraus, dass mit der Concentrirung des Zellinhaltes, aber auch mit der Kälte, die von der Eisbildung ausserhalb der Zelle abhängige wasseranziehende Wirkung zunimmt, jedem Temperaturgrade also ein neuer Gleichgewichtszustand entspricht. Dieser ist natürlich auch mit Abnahme der Kälte gestört, und dem entsprechend fand H. Müller[4]) eine Verminderung der Eismassen, als er Pflanzen von —10° C. auf —2° C. brachte.

Der gelösten Stoffe und verschiedener anderer Verhältnisse halber liegt der Gefrierpunkt in Pflanzen immer unter Null, und zudem bedarf es der Regel nach einer oft erheblichen Ueberkältung, um Eisbildung einzuleiten. Nach den Bestimmungen von H. Müller[5]) liegt der Gefrierpunkt für wasserreiche Pflanzentheile, wie Kartoffeln, Rüben, Blumenblätter, um —1° C., für das Labellum von Phajus wurde er z. B. zu —0,56° C., für ein Blatt von Sempervivum tabulaeforme zu —0,7° C., für Kartoffel zu —1,5° C. bestimmt. Wasserärmeren Pflanzentheilen kommt aber ein niederer Gefrierpunkt zu, den H. Müller für das Blatt von Epheu zu —1,5° C., für die Nadeln von Pinus austriaca zu —3,5° C., für junge Sprosse von Thujopsis zu —4° C. angibt. Die zur ersten Eisbildung nöthige Ueberkältung steht zum Gefrierpunkt in keinem einfachen Verhältniss, denn die Ueberkältung erreichte im Labellum von Phajus —4—6,5° C., in der Kartoffel —3,2—6,1° C., im Blatte von Sempervivum —6,5° C., im Blatte von Epheu —3,4—5,3° C. und in Runkelrüben (Gefrierpunkt 1,16) trat überhaupt eine Ueberkältung nicht ein.

Die obigen Gefrierpunkte beziehen sich auf die erste Eisbildung in der

1) Berichte über d. Verhandlg. d. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 6.
2) Lehrbuch, IV. Aufl., p. 703. 3) L. c., p. 143. 4) L. c., p. 180.
5) L. c., p. 183.

Pflanze, welche nur einen Theil des Wassers in der Pflanze erstarren macht. Da es zur ferneren Eisbildung einer Erniedrigung der Temperatur bedarf, so muss nach zuvoriger Wasserentziehung der Gefrierpunkt tiefer liegen, wie es auch H. Müller fand, dessen empirische Erfahrungen ferner mit dem zu erwartenden Resultate darin stimmen, dass saftreicheren Pflanzentheilen durch Verdunstung eine grössere Wassermenge als saftärmeren Pflanzen entzogen werden muss, um eine Senkung des Gefrierpunktes zu erzielen. Im Allgemeinen kommt wasserärmeren Pflanzen ein tieferer Gefrierpunkt zu, doch ist kein constantes Verhältniss zwischen Wassergehalt und Gefrierpunkt zu erwarten, da verschiedene andere Ursachen in spezifischer Weise mitwirken, ebenso auch hinsichtlich der Ueberkältung in Betracht kommen, welche gleichfalls individuelle und vom Wassergehalt abhängige Differenzen bietet. Sinkt die Temperatur nicht bis zur Ueberkältung, so kann die Eisbildung dauernd unterbleiben, die H. Müller (l. c., p. 159) nicht in Kartoffeln eintreten sah, welche tagelang auf —2° C., in manchen Fällen sogar auf —3° C. gehalten wurden.

Beginnt nach Ueberkältung die Eisbildung, so wird mit dieser Wärme frei, und nach bekannten physikalischen Gesetzen stellt sich der Pflanzentheil auf den Gefrierpunkt ein, sofern zur nöthigen Temperaturerhöhung die erzeugte Wärme ausreicht. Nach der sehr schnellen Temperaturerhöhung, welche die übrigens der Erwärmung des umgebenden Mediums nachhinkenden Thermometer anzeigen, ist, wie beim Gefrieren überkälteter Lösungen, die Eisbildung in den Pflanzen eine plötzliche, vielleicht in Secunden vollzogene. So begreift man auch, dass zwei an verschiedenen Stellen in eine Kartoffel eingesetzte Thermometer denselben Temperaturgang anzeigten, obgleich doch offenbar die Eisbildung von einem Punkte aus begann. Da unter diesen Umständen, sofern die Pflanzentheile nicht zu schnell abgekühlt werden, Eis nur ausserhalb der Zellen entsteht, so bedarf es offenbar einer ansehnlicheren Ueberkältung, um ein Gefrieren innerhalb der Zelle, unter den in der Pflanze gegebenen Bedingungen, zu erreichen.

Zur Ermittlung des Temperaturganges in gefrierenden Pflanzen umwickelte H. Müller (l. c., p. 156, 168) das Quecksilbergefäss eines empfindlichen Thermometers mit den Pflanzentheilen, resp. senkte jenes in Bohrlöcher von Kartoffeln, Rüben u. s. w. ein, die, um Druck auf das Quecksilbergefäss zu vermeiden, ein wenig weiter als dieses waren. Die Pflanzentheile kamen dann in einen nach dem Princip der Eisschränke construirten Kälteschrank, aus welchem die abzulesende Scala des Thermometers hervorsah. In einem mit Kartoffel angestellten Versuch (l. c., p. 169) betrug die Lufttemperatur des Kälteraums 4,0—4,5° C. In dieser sank die durch das in der Knolle eingesenkte Thermometer angezeigte Temperatur zwischen 3 und 4 Uhr von +15,0 auf —0,1° C., erreichte dann 4 Uhr 50' das Ueberkältungsmaximum mit —3,2° C., stieg bis 5 Uhr 15 Min. auf —0,8° C., und erhielt sich bis 6 Uhr 15 Min. constant, um dann bis 6 Uhr 30 Min. auf — 0,9° herabzugehen. Nach Einstellung auf den Gefrierpunkt hielt sich die Temperatur so lange constant, als die eine fortwährende Wärmeentziehung erfordernde Eisbildung fortschritt; mit Erreichung des Gleichgewichtszustandes sank die Temperatur, und unter dauernd vermehrter Eisbildung würde endlich die Knolle die Lufttemperatur erreicht haben, wie in Versuchen mit andern Pflanzen auch H. Müller constatirte. Aus diesem Temperaturgang lässt sich wenigstens ein annähernder Schluss auf die in aufeinanderfolgenden Zeiten gebildeten Eismassen machen, doch mag in dieser Hinsicht auf H. Müller's Erörterungen (l. c., p. 154) verwiesen sein.

Das längere Verharren auf —0,8° C. markirt diese Temperatur als den richtigen Gefrierpunkt, der bei der Eisbildung in einem Epheublatt nicht erreicht wurde, weil die Wärmebildung durch die hier ohnehin geringere Eisbildung nicht ausreichte, um Blatt und Ther-

mometerkugel von dem Erkältungspunkt (—3,45° C.) auf den Gefrierpunkt zu erwärmen, der nach anderweitigen Bestimmungen um —1,5° C. liegt. Ein weiterer Beweis für die richtige Bestimmung des Gefrierpunkts in der Kartoffel ergab sich aus dem Verhalten frisch geschälter Kartoffeln, die keine Ueberkältung erfahren, in denen vielmehr die Temperatur dauernd sank, um auf 1,0° C. während einiger Stunden zu verharren und dann weiter zu sinken[1]. Hier dürfte wohl in der die verletzte Oberfläche überziehenden Wasserschicht Eis bald nach Senkung unter den Nullpunkt gebildet und dann die Ueberkältung analog vermieden sein, wie in einer Lösung durch einen zur richtigen Zeit hineingeworfenen Eiskrystall. In dieser Weise dürfte es auch erreicht werden, dass der Temperaturgang eines in das Innere einer Runkelrübe eingesetzten Thermometers eine Eisbildung ohne Ueberkältung anzeigt. Denn der schlechten Wärmeleitung halber werden die peripherischen Schichten tiefer abgekühlt, und wenn dann an einer Stelle Eis entstanden ist, unterbleibt die Ueberkältung in den erst weiterhin unter den Gefrierpunkt sich abkühlenden Geweben. In der That fand H. Müller (l. c., p. 176), dass in einer Runkelrübe die Eisbildung allmählich von Aussen nach Innen vorrückte.

Das Aufthauen ist wohl in Lösungen, nicht aber in Pflanzentheilen geeignet, den Gefrierpunkt genau zu bestimmen, da in diesen Wasser und Eis sich nicht durcheinandermengen lassen und Aufthauen deshalb von Aussen nach Innen fortschreitet. Die Beobachtungen von H. Müller[2]) zeigen auch, dass ein von gefrorenen Pflanzentheilen umgebenes Thermometer nicht längere Zeit auf einer ganz bestimmten Temperatur verharrte.

Die Lage des Gefrierpunktes unter Null und die Ueberkältung werden auf Grund physikalischer Erfahrungen verständlich. Denn einmal gefrieren Salzlösungen um so schwieriger, je concentrirter sie sind, und in Versuchen von Rüdorff[3]) lag u. a. der Gefrierpunkt einer 1procentigen Kochsalzlösung bei 0,6° C., einer 4proc. bei 2,4° C. Auch die unter anderen Moleculareinwirkungen stehenden Wassertheilchen gefrieren erst bei tieferer Temperatur, zudem scheint in allen diesen Fällen eine Ueberkältung und in der ersten Eisbildung, resp. mit dem Einwerfen eines Eiskrystalls, eine plötzliche Eisbildung unter Erhöhung der Temperatur auf den Gefrierpunkt einzutreten. In Capillarröhren bis zu 0,4 mm Durchmesser blieb in Versuchen Mousson's[4]) Wasser bis zu —7 und —10° flüssig, konnte auch in Contact mit Eis auf 0,1—0,2° C. abgekühlt werden, ohne zu gefrieren, und als H. Müller[5]) mit Wasser imbibirtes Filtrirpapier um die Kugel eines Thermometers wickelte, fiel dieses auf —3 bis —4° C., um dann plötzlich auf —0,1° C. zu steigen. Weiter bleiben nach Dufour[6]) Wassertropfen von einigen Millimetern Durchmesser, die in einem Gemisch gleichen spezifischen Gewichtes aus Mandelöl und Chloroform frei schweben, bis —8 und —12° C. flüssig, auch bei Erschütterungen, während Contact mit Eis sofortiges Erstarren erzielt. Dann erniedrigt Compression den Gefrierpunkt von Wasser etwas[7]), freilich nach Thompson ein Druck von 16,8 Atmosphären nur um 0,129° C., und dürfte wohl auch, worüber keine empirischen Erfahrungen vorliegen, zur Ueberkältung beitragen.

In den Pflanzen sind Imbibition, Capillarwirkung und hydrostatische Druckkräfte wirksame, mit dem Zustand der Pflanze, also auch mit äusseren Verhältnissen mehr oder weniger veränderliche Factoren, die indess zur Erklärung der beobachteten Erscheinungen ausreichen dürften, wenn auch diese nicht auf die bestimmenden Momente im einzelnen mit Sicherheit zurückgeführt sind. Den Erfahrungen gemäss erstarrt die auf der Aussenfläche der Zellwandung befindliche capillare Schicht aus relativ reinerem Wasser verhältniss-

---

1) H. Müller, l. c., p. 171.

2) L. c., p. 177. Auf niederer Temperatur werden allerdings aufthauende Pflanzentheile, so lange Eis vorhanden, verharren, wie auch Göppert (Wärmeentwicklung 1830, p. 167) und Nägeli (Sitzungsb. d. Bair. Academ. 1861, I, p. 267) bemerkten.

3) Wüllner, Physik 1871, II. Aufl. Bd. 3, p. 508. Raoult, Beibl. zu Annal. d. Phys. u. Chem. 1878, Bd. 2, p. 290. Nach Guthrie (Philosoph. Magazine 1876, V sér, Bd. 2, p. 211 erniedrigen gelöste Colloide den Gefrierpunkt sehr unbedeutend, so dass eine 20 Proc. Gelatine und 20 Proc. arabisches Gummi enthaltende Lösung schon bei 0° erstarrte.

4) Die Physik auf Grundlage d. Erfahrung, I. Aufl., 2. Abth., p. 73, u. Annal. d. Phys. u. Chem. 1858, Bd. 105, p. 161.

5) L. c., p. 146. 6) Annal. d. Phys. u. Chem. 1861, Bd. 114, p. 530.

7) Clausius, Mechanische Wärmetheorie 1876, p. 174.

mässig am leichtesten, doch macht sich auch im Gefrierpunkt dieser die von der Wandsubstanz ausgehende Molekularwirkung geltend, da H. Müller (l. c., p. 147) den Gefrierpunkt einer Rübe zu —1,1° C., den des ausgepressten Saftes zu —0,7° bestimmte, während dieser doch viel mehr gelöste Stoffe, als das Imbibitionswasser der Zellwand enthielt. Auch ist verständlich, warum der Gefrierpunkt von Kartoffeln durch Tödtung erniedrigt wird[1]), da nunmehr die in der Zelle enthaltene Lösung in Intercellularen sich ergiesst und damit die vom osmotischen Druck u. s. w. abhängigen Wirkungen aufhören.

Nachdem einmal in der die Wandung einer lebenden Zelle überziehenden Wasserschicht die Bildung von Eis begonnen, dürfte zwischen diesem und der Zellhaut eine durch Nachschub aus dem Zellinnern sich ergänzende, wenn auch unmessbar dünne Wasserschicht sich erhalten. Diese liefert das Material zum fortschreitenden Wachsthum der Eisnadeln, die wohl wesentlich durch Neuansatz an der Basalfläche hinausgeschoben, jedoch vielleicht auch durch Wasser vergrössert werden, das sich an der Oberfläche der Eisnadeln und in capillaren Räumen zwischen diesen verbreitet. Im Wesentlichen haben diese Eisnadeln offenbar analoge Entstehung, wie die beim Gefrieren eines feuchten Bodens, eines imbibirten Gypspfropfes auf der Oberfläche erscheinenden Eismassen, mit denen auch schon Le Conte, Mohl und Sachs[2]) die Eisbildungen an Pflanzen verglichen.

Das Volumen gefrorener Rüben und Kartoffeln fand H. Müller (l. c., p. 188) etwas vergrössert, das der grossen Blattstiele von Calla aethiopica etwas vermindert, und vielleicht erfahren Pflanzentheile mit grösseren Intercellularräumen der Regel nach eine Volumabnahme mit dem Gefrieren. Verkürzungen durch Gefrieren wurden an Blattstielen schon von Sachs (l. c., p. 21) und ebenfalls von H. Müller gefunden. Diese Verkürzungen führen, sofern sie in antagonistischen Geweben ungleich ausgiebig sind, zu Bewegungen, die aber auch durch Senkung des Turgors theilweise schon vor der Eisbildung erzielt werden (vgl. II, § 10).

Ursachen des Erfrierens.

§ 95. Wie immer Kälte durch Zerstörung der zum Leben befähigenden Molecularstructur des Protoplasmakörpers die Pflanzen tödten mag, jedenfalls wird durch Zersprengung der Zellen nicht das Leben vernichtet. Dieser früher vielfach von Duhamel, Sennebier u. A.[3]) vertheidigten Annahme traten Göppert[4]), Sachs[5]) und Nägeli[6]) mit guten Gründen entgegen, denn schon das Wiederaufleben vieler steif gefrorener Pflanzen zeigt die Unhaltbarkeit jener Ansicht, die zudem allen Boden damit verliert, dass der Regel nach Eis innerhalb der Zellen gar nicht entsteht. Aber selbst eine Erstarrung des ganzen Zellinhaltes würde dennoch eine Zersprengung der Zellhaut nicht herbeiführen, weil einmal die Zellhaut der Ausdehnung des sich bildenden Eises folgen könnte[7]), zudem nur wenig oder gar nicht durch eine mit der Volumzunahme des sich bildenden Eises verknüpfte Spannung in Anspruch genommen würde, weil

1) H. Müller, l. c., p. 174.

2) Berichte über d. Verhandlg. d. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1860, Bd. 12, p. 6. Vgl. auch Frank, Die Krankheiten d. Pflanze 1880, p. 183.

3) Literatur bei Göppert, Die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 8.

4) L. c., p. 25. 5) Versuchsstation. 1860, Bd. 2, p. 179; Flora 1862, p. 20.

6) Sitzungsber. d. bair. Academ. 1861, I, p. 267. Dieser zeigte, dass erfrorene Fäden von Spirogyra durch osmotische Wirkung von Glycerin zusammengedrückt werden, also keine Löcher besitzen.

7) Vgl. Nägeli, l. c., p. 267 u. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl. p. 455. — Ein durch Ausdehnung des Wassers zwischen + 4 und 0 Grad erzielter hydrostatischer Druck wird vor der Eisbildung ohnedies durch Filtration von Wasser aus der Zelle ausgeglichen.

bei niedriger Temperatur der Turgor wirkt. Durch das in den Intercellularen entstehende Eis werden allerdings Zellen auseinander getrieben, ohne dass jedoch deren Tödtung hierdurch erfolgen muss, wie wiederum die nach dem Aufthauen ungeschädigten Pflanzen zeigen. Bei plötzlicher Bildung von Frostrissen in Bäumen mögen freilich gelegentlich Zellen mechanisch zerrissen werden.

Die Ursache der Tödtung ist auch nicht die Eisbildung, die innerhalb der Zelle gewöhnlich gar nicht eintritt, auch nicht an solchen Pflanzen, die schon durch geringe Kältegrade getödtet werden. Ebensowenig kann in solchen Fällen die Wasserentziehung schädlich wirken, da diese durch Transpiration oder Plasmolyse ohne Nachtheil weiter getrieben werden kann. Ferner erfrieren wasserdurchtränkte Samen, welche gänzliches Austrocknen vertragen, so dass diese Fähigkeit und Resistenz gegen Kälte keineswegs nothwendig Hand in Hand gehen, obgleich nicht zu verkennen, dass viele zum Austrocknen befähigte Organismen der Kälte im turgescenten Zustand vortrefflich widerstehen.

Die Temperaturerniedrigung erzielt also moleculare Vorgänge im Organismus, die je nach den spezifischen Eigenschaften ertragen werden, schädlich wirken oder zum Tode führen, übrigens sich in den früher (II, § 82) besprochenen Deformationen im Protoplasma kenntlich machen, die zum Theil schon bei Temperaturen über Null bemerklich werden. Wie nun mehrfach Organismen durch schnellen Wechsel äusserer Verhältnisse geschädigt werden, denen sie sich bei langsamem Uebergang accommodiren, so thun dieses auch bei langsamem Aufthauen manche Pflanzen, die bei schneller Steigerung der Temperatur den Tod finden.

Die Eisbildung in der Pflanze ist jedenfalls nicht die wesentliche Ursache der Tödtung, die voraussichtlich in den schon bei —1 bis 2° C. erfrierenden Pflanzen auch wohl ohne Eisbildung erzielt wird, welche zumeist erst mit Ueberkältung an der lebenden Pflanze eintritt, und möglicherweise werden noch Pflanzen gefunden, deren Tod durch Temperaturschwankungen über Null herbeigeführt werden kann. Auch unter den bei geringer Kälte und wahrscheinlich ohne Eisbildung erfrierenden Pflanzen finden sich solche, die erst durch schnelle Temperatursteigerung getödtet werden; doch wie dem auch sei, jedenfalls kann man bei der Tödtung durch schnelles Aufthauen nicht in erster Linie Werth auf das rapide Schmelzen des Eises legen [1]. Wäre die Entfernung desselben möglich, man würde wohl gewiss dennoch durch schnelle Temperatursteigerung die gefrorene Pflanze tödten können, doch mag die plötzliche Zufuhr von Wasser noch weiterhin schädlich wirken, weil sie gleichzeitig das Protoplasma zu den dem Uebergang in den wasserreicheren Zustand entsprechenden molecularen Veränderungen nöthigt [2].

Die Gefahr, dass solche molecularen Veränderungen in für das Leben schäd-

---

1) Vgl. Sachs Experimentalphysiol. 1865, p. 60.

2) In gewöhnlicher Temperatur kann man zum Erfrieren geneigte und gewelkte Pflanzen ohne Nachtheil durch plötzliche Zufuhr von Wasser in kurzer Zeit in den turgescenten Zustand überführen. — Eine vorübergehende partielle Injection der Intercellularen, falls sie durch das aus dem schnell aufthauenden Eis entstammende Wasser erzeugt werden sollte, würde in lebenden Geweben bald ausgeglichen sein und ohne Nachtheil verlaufen. Vgl. Moll (Untersuch. über Tropfenausscheidung u. Injection, 1880, p. 18. Separatabz. aus Verslagen en Mededeelingen d. Koninklijke Akademie van Wetenschappen, Bd. 15).

licher Weise sich einstellen, ist im Allgemeinen mit sinkendem Wassergehalt, sofern nicht hierdurch Nachtheile herbeigeführt werden, geringer, und so ist in der Wasserentziehung durch Eisbildung ausserhalb der Zelle sogar ein gewisser Schutz gegen Tödtung durch Kältewirkung gegeben. Geht mit sinkender Temperatur die Wasserentziehung zu weit, dann mag in Pflanzen, welche Austrocknen nicht ertragen, die Wasserentziehung durch Eisbildung vielleicht direct schädlich wirken, und so ist wohl möglich, dass die tiefsten Kältegrade nur Organismen aushalten, welche durch Austrocknen nicht geschädigt werden. Mit sehr tiefen Abkühlungen auf 80° C. und mehr wird in turgescenten Pflanzen gewiss auch der Protoplasmakörper erstarren, und hiernach tödtet Eisbildung in dem Protoplasma Hefezellen und Bacterien nicht. Welche Pflanzen ausserdem eine Eisbildung in dem Protoplasma selbst überdauern, ist unbekannt, denn bei dem gewöhnlichen Gefrieren tritt diese Eisbildung der Regel nach nicht ein.

Dass Gefrieren auch eine Zerstörung der Molecularstructur todter Massen erzielen kann, lehrt Stärkekleister, der nach dem Aufthauen eine grobporige, schwammige Masse vorstellt, aus welcher das zuvor gebundene Wasser sich wie aus einem Schwamm ausdrücken lässt[1]. Hier dürfte wohl wesentlich die in der colloidalen Masse schon bei mässiger Kälte weitgehende Wasserentziehung durch Eisbildung gewirkt haben, da ausgetrockneter Stärkekleister gleichfalls die frühere Wassermenge nicht wieder zu binden vermag. Die Tödtung des Protoplasmas mag in gegebenen Fällen, wie bemerkt, analog zu Stande kommen, bei gewöhnlichen Kältegraden aber ist die Wasserentziehung die Todesursache nicht, und für diesen Fall passt das Beispiel des Stärkekleisters nicht, da eine Eisbildung innerhalb der Zelle nicht eintritt. Welche besonderen Affinitäten in diesem Falle die Kälte herbeiführt, um durch physikalische oder chemische Vorgänge die Tödtung zu veranlassen, ist unbekannt, aus obigen Andeutungen ist aber zu entnehmen, dass Wirkungen verschiedener Art, unter Umständen auch der Wasserentziehung, in Betracht kommen.

Die Kälte kann auch indirect Schädigungen herbeiführen, so durch die bei tieferer Kälte entstehenden Frostrisse. Diese bilden sich als Folge von Spannungen, die den Stamm plötzlich unter Krachen der Länge nach aufreissen machen, und in der Kälte klaffen dann oft einige Centimeter weit die nicht selten bis in das Mark eindringenden Spalten, welche bei Eintritt warmer Witterung sich wieder schliessen. Die bezüglichen Tangentialspannungen werden durch Dimensionsänderungen erzielt, welche durch das mit der Eisbildung zusammenhängende Austrocknen und die Verkürzung der Zellwandungen mit sinkender Temperatur herbeigeführt werden. Diese Factoren treffen nicht in gleicher Weise, insbesondere bei plötzlichen Temperaturschwankungen, die verschieden tief im Stamm gelegenen Gewebeschichten, und auch dieser Umstand wird mehr oder weniger eingreifen. Uebrigens entstehen bei tiefer Kälte in Stämmen auch wohl andere als radial gerichtete Risse.

Die im gefrorenen Zustand brüchigen Pflanzentheile werden durch Sturm und überhaupt mechanische Wirkungen leichter beschädigt[3]. Ferner kann der in gefrorenen Pflanzentheilen mangelhaften oder ganz unterbrochenen Wasserbewegung halber allmählich ein weitgehendes Austrocknen und eventuell eine Tödtung herbeigeführt werden, und

---

1) Vogel, Gilbert's Annalen 1820, Bd. 64, p. 167. Analoge Veränderungen werden beim Gefrieren von geronnenem Hühnereiweiss bemerkt. Sachs, Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 192, u. H. Müller, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 140.

2) Lit. Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 700; Caspary, Bot. Ztg. 1855, p. 449, u. 1859, p. 329. Sachs, l. c., p. 181.

3) Göppert, die Wärmeentwicklung i. d. Pflanzen 1830, p. 24.

vielleicht wird auf diesem Wege zuweilen das Absterben von Zweigspitzen an Pflanzen erzielt, die lange in gefrorenem Zustand verharren[1]). Die Wasserverdampfung gefrorener Pflanzentheile ist immerhin nicht unbedeutend und nach Prillieux[2]) ansehnlicher als die nicht gefrorener Pflanzentheile unter gleichen äusseren Bedingungen.

Ueber das Aussehen gefrorener Pflanzen finden sich in den citirten Schriften von Göppert u. A. Mittheilungen, ebenso über die Todessymptome, die übrigens im Allgemeinen ähnlich wie bei Tödtung auf anderem Wege sind. Das Süsswerden gefrorener Kartoffeln und anderweitige Geschmacksänderungen in Pflanzen sind noch nicht genügend causal erklärt, insbesondere ist fraglich, ob jenes Süsswerden auch ohne Tödtung eintritt[3]).

Wirkungen des concentrirten Sonnenlichtes.

§ 96. Auf die Functionen der Pflanze influiren die Lichtstrahlen nicht nur nach Maassgabe ihrer erwärmenden Kraft, und ebenso kann, unabhängig von der Erwärmung, durch extreme Lichtintensität der Tod der Pflanze erzielt werden. Diese Wirkung des concentrirten Sonnenlichtes ist in jüngerer Zeit von Pringsheim[4]) verfolgt worden, aus dessen Untersuchungen sich wieder die spezifisch ungleiche Empfindlichkeit ergibt, denn in demselben Sonnenbild, in welchem nach einigen Minuten deutlich erkennbare Veränderungen in gewissen Zellen eintraten, liessen sich Veränderungen in anderen Pflanzen nach halbstündigem Aufenthalt nicht bemerken.

Concentrirtes Sonnenlicht, das bei höherer Intensität oder längerer Einwirkung Tödtung der insolirten Stellen herbeiführt, erzielt zuvor, ohne nothwendige Vernichtung des Lebens, wahrnehmbare locale Wirkungen, von denen theilweise an geeigneter Stelle die Rede war. So wird die Bewegung des Protoplasmas gehemmt (II, § 82), das Chlorophyll entfärbt, das Hypochlorin zum Verschwinden gebracht (I, § 42), auch der blaue Farbstoff in den Staubfadenhaaren von Tradescantia, der gelbe Farbstoff in den Zungenblüthen von Calendula bleicht leicht, während manche andere Farbstoffe nicht zerstört werden und auf Stärkekörner, Fetttropfen, Gerbstoffbläschen hat tödtlich wirkendes Sonnenlicht keinen directen Einfluss[5]). Die durch Licht getödtete Zelle lässt die wesentlichen Symptome des Todes erkennen, dabei ist das todte Protoplasma relativ resistent und die Chlorophyllkörner werden nicht vacuolig[6]), wie es übrigens auch nach anderen Tödtungen, z. B. öfters nach plötzlichem Eintauchen in siedendes Wasser, der Fall sein kann.

Diese Zerstörung von Farbstoffen und Hypochlorin, ebenso die tödtliche Wirkung tritt nur bei Gegenwart von Sauerstoff, nicht in indifferenten Gasen ein[7]). Daraus folgt, dass es sich nicht um eine Tödtung durch die Erhitzung im concentrirten Sonnenlicht handelt, sondern um eine spezifische Wirkung, die offenbar in einer unter Zutritt des Sauerstoffs erzielbaren Zerstörung der Molecularstructur des lebendigen Protoplasmas besteht.

Von den verschieden brechbaren Lichtstrahlen kommt die intensivste Wirkung den Strahlen kürzerer Wellenlänge zu, die auch im Allgemeinen am

1) Göppert, l. c., p. 58. 2) Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 1344.
3) Vgl. Frank, Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 205.
4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 326. 5) Pringsheim, l. c., p. 351, 358.
6) Pringsheim, l. c., p. 333, 362. 7) Pringsheim, l. c., p. 340.

intensivsten auf Wachsthumsvorgänge und Protoplasmabewegungen influiren. So kann unter Verwendung desselben concentrirten Sonnenbildes die Tödtung von Pflanzentheilen in wenigen Minuten erzielt werden, wenn die Strahlen zuvor eine Lösung von Kupferoxydammoniak oder Chlorkupfer zu passiren haben, während im äussersten Roth, das eine eingeschaltete Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff durchlässt, eine nachtheilige Wirkung gar nicht oder erst nach langer Zeit bemerklich wird[1]. Weil diese Erfolge von der Intensität des Lichtes abhängen, so ist natürlich auch die Wirkung hinter einer blauen Lösung um so intensiver, je vollkommener diese die stärker brechbaren Strahlen durchlässt. Da diese letzteren eine geringere mechanische Intensität haben und in den durch Kupferoxydammoniak passirenden Strahlen des Sonnenbildes eine nur geringe, in den rothen Strahlen (den durch Jod in Schwefelkohlenstoff hindurchgelassenen) eine intensive Erwärmung eintritt, so ist auch hiermit dargethan, dass die genannten Wirkungen nicht von der erwärmenden Kraft der Strahlen abhängen.

Pringsheim (l. c., p. 318) arbeitete in dem durch den Heliostaten auf den Mikroskopspiegel geworfenen Sonnenlicht, welches durch eine unterhalb des Objecttisches angebrachte Linse concentrirt wurde. Das so gewonnene Sonnenbildchen hatte einen Durchmesser von 0,35 mm, während der reflectirende Mikroskopspiegel 16 cm im Durchmesser mass.

Die hiermit gewonnenen Beobachtungen führen zu den oben im Allgemeinen mitgetheilten Resultaten. Welche der stärker brechbaren Strahlen am meisten leisten, ist nicht näher von Pringsheim bestimmt; so muss es also fraglich bleiben, ob die tödtliche Wirkung des concentrirten Lichtes der für Heliotropismus gültigen Curve ganz parallel verläuft. Ebenso ist unbekannt, ob vielleicht die isolirten grünen Strahlen Effecte besonderer Art erzielen, die ihnen nach einigen noch unsicheren Angaben in manchen Fällen zukommen sollen (vgl. II, § 33). Hinsichtlich der Wirkung verschieden brechbarer Strahlen auf Protoplasma vgl. II, p. 387.

Austrocknen der Pflanzen.

§ 97. Zur Lebensthätigkeit gehört jedenfalls ein gewisser Wassergehalt, mit dessen Abnahme endlich die Pflanze getödtet oder in einen Starrezustand versetzt wird, sofern sie ein Austrocknen vertragen kann. Die Fähigkeit hierzu besitzen zweckentsprechend die Pflanzen und Pflanzentheile, welche im natürlichen Verlaufe der Dinge gewöhnlich oder häufig ein Austrocknen durchzumachen haben. Ein solches vertragen bekanntlich fast alle Samen und viele Sporen und Fortpflanzungsorgane niederer Gewächse, ferner jedenfalls diejenigen Flechten und Moose, welche auf sonnverbrannten Felsen staubtrocken werden, und für Bacterien, Hefezellen u. a. ist constatirt, dass Austrocknen sie nicht tödtet.

Die niederen Gewächse vertragen aber keineswegs sämmtlich einen weitgehenden Wasserverlust, denn hierdurch werden u. a. viele Algen, Schimmelpilze, fleischige Hutschwämme getödtet. Das Leben der vegetativen Theile von Gefässpflanzen wird im Allgemeinen durch Austrocknen vernichtet, das indess Isoetes hystrix und einige auf dem Lande lebende Isoetes-Arten überdauern sollen[2]. Die Grenze, bis zu welcher der Wasserverlust getrieben werden kann,

1) Pringsheim, l. c., p. 336.
2) A. Braun, Verjüngungen 1851, p. 213. Anmerkg.

[illegible] nac
[illegible] den

[illegible] do
[illegible] mene
[illegible] ie Was
[illegible] on Vicia
[illegible] indess b
[illegible]

[illegible] sse Veränderu[illegible]
[illegible] schon im La[illegible]
[illegible] über 100 Jahre
[illegible] würde [illegible] möglich wäre, [illegible]
[illegible] nten Lebens [illegible]

wird, das nach Nägeli's[1]) Meinung in ausgetrockneten Spaltpilzen über Jahrhunderte oder selbst Jahrtausende sich erhalten dürfte. Jedenfalls wird im trockenen Zustand die Lebensdauer des Individuums prolongirt, insbesondere auch in verhältnissmässig sehr ansehnlichem Maasse bei Spaltpilzen und anderen niederen Pilzen, denen zum guten Theil eine nur kurze Lebenszeit des Individuums zugemessen ist. Vielleicht ist auch eine vorübergehende Trockenstarre zu weiterer Entwicklung einzelner Organismen nöthig, denn nach A. Braun[2]) sollen aus den Schwärmern von Chlamidococcus pluvialis sich bildende Dauerzustände nur nach dem Austrocknen zur Fortentwicklung kommen. Uebrigens könnte Austrocknen auch dann für Conservirung des Lebens von Bedeutung sein, wenn in der Entwicklungsperiode normalerweise eine Ruhezeit eintritt, innerhalb welcher die unthätige Pflanze im wasserimbibirten Zustand leichter durch äussere Eingriffe oder innere Ursachen geschädigt würde.

Eine höhere Resistenz gegen äussere Eingriffe, so gegen Hitze (II, § 92), wird mit dem Austrocknen gewonnen, und wie gegen hohe Temperaturen vollkommen trockene Samen resistenter als lufttrockene Samen sind, vermag vielleicht absolute Trockenheit in gegebenen Fällen das Leben länger als Lufttrockenheit zu conserviren. Brauchbare Erfahrungen in dieser Hinsicht und über die Bedeutung des Abschlusses von Sauerstoff fehlen[3]).

Einer näheren Prüfung ist auch noch nicht unterzogen, in wie weit plötzliche Zufuhr oder Entziehung von Wasser einen nachtheiligen Einfluss ausübt. Doch war nach Saussure (l. c.) eine vorsichtige Wasserzufuhr nöthig, um die im eben angekeimten Zustand vollständig ausgetrockneten Samen am Leben zu erhalten. Einen Einfluss schnellerer oder langsamerer Wasserzufuhr konnte aber Just[4]) nicht in der Keimfähigkeit reifer Samen bemerken, die bei 100° C. getrocknet worden waren.

Nachtheilig kann ferner zu plötzliche Herstellung oder Aufhebung des plasmolytischen Zustandes wirken, und auf plötzlichen Wechsel wenigstens führt es sich zurück, dass nach Strasburger[5]) Schwärmsporen durch schnellen Zusatz von destillirtem Wasser getödtet werden. Auch ist die Schnelligkeit der Wasserentziehung für die Widerstandsfähigkeit der Myxomyceten nicht gleichgültig, da bei langsamem Austrocknen die offenbar resistenteren Dauerzustände entstehen[6]), und analoge Verhältnisse dürften sich unter Algen und Pilzen öfters finden.

Da durch Plasmolyse Wasser nicht vollkommen entzogen werden kann, so wird durch jene auch nicht eine derartige Conservirung im latenten Lebenszustand, wie durch Austrocknen erreichbar sein. Thatsächlich wird vorüber-

---

1) Die niederen Pilze 1877, p. 28. Austrocknungsversuche mit Spaltpilzen bei Eidam in Cohn's Beiträgen zur Biologie 1875, Bd. 1, Heft 3, p. 221.

2) Verjüngungen 1851, p. 224.

3) Ueber Erhaltung der Keimfähigkeit in den unter Meerwasser aufbewahrten Samen vgl. Thuret, Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. d. Génève 1873, Bd. 47, p. 177.

4) Cohn's Beiträge zur Biologie 1877, Bd. 2, p. 338.

5) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 66.

6) Vgl. de Bary, Morphologie u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866. — Die trockenen Sclerotien bleiben 6—8 Monate, meist nicht länger lebensfähig, doch soll nach Léveillé ein Sclerotium nach 20jähriger Aufbewahrung wieder in den beweglichen Zustand übergegangen sein.

[illegible] osmotische Wasserentziehung ertragen (II, p. 389), [illegible] diesem Wege oder durch Austrocknen eine grössere [illegible] ohne Schädigung zulässig ist.

[illegible] sterben die Pflanzen ab. In einer eben zur [illegible] ausreichenden Salpeterlösung fand de Vries[1] [illegible] einzelne Zellen im Blüthenschaft von Cephalaria leucantha [illegible] ferner, dass das Leben in concentrirterer Salpeter- [illegible] In Zuckerlösung contrahirt, büssten in Schnit- [illegible] die meisten Zellen nach 4 bis 5 Tagen ihr Leben ein.[2].

[illegible] kann auch eine Wasserfülle das Leben benachtheiligen. [illegible] Pollenkörner in reinem Wasser, und eine fortgesetzte [illegible] sowie einen Aufenthalt unter Wasser halten [illegible] die Dauer nicht aus.

[illegible] Resistenz gegen Austrocknen muss in erster Linie von spe- [illegible] des Protoplasmakörpers abhängen. Denn da wässrigen [illegible] einen vollständigen Wasserverlust ertragen, so [illegible] mit Reservestoffen keine unerlässliche Bedingung. Wo [illegible] Anfüllung, die ein Collabiren der Zellen hindert, im- [illegible] und vielleicht spielt in Samen und Sporen eine [illegible] austrocknenden Protoplasmakörpers mit Oel eine Rolle[3].

[illegible] trockner Samen ist sehr verschieden. Samen der Weide, und [illegible] Pflanzen ertragen überhaupt das Austrocknen nicht[4]), Samen an- [illegible] lufttrocken 1 Jahr, wieder andere viele Jahre ihre Keimkraft. [illegible] und Nobbe[5], nach 25jähriger Aufbewahrung fand de Can- [illegible] erloschen, doch sind manche Samen, wie die [illegible] keimfähig gefunden[7]. Die angebliche Keimung [illegible] Getreidesamen ist sehr unwahrscheinlich, da exacte [illegible] und Getreidesamen nur eine beschränkte [illegible] Auf letzteren Umstand ist freilich kein zu [illegible] der Ausbildung gebotenen Culturbedingungen [illegible] entscheidendem Einfluss sein können. Hinsichtlich [illegible] auch ein besonderes Gewicht nicht auf das E- [illegible] Erdreich zu legen[9], da in keinem der mitge- [illegible] Samen oder andern Pflanzentheile von früherer [illegible] an Ort und Stelle wuchs, ruhend im Boden lagen. [illegible] haben, nachdem sie während 60 Jahren im

[illegible] d. Zellstreckung 1877, p. 67.

[illegible]

[illegible] die nun freilich stärker schrumpfende Zelle [illegible] wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 510. — Ueber Keimun- [illegible] seminis physiologiam. 1847, p. 39; Nobbe, Samen-

[illegible] f. vaterl. Cultur 1856, p. 56; Winkler, B[illegible]

[illegible] III ser, Bd. 6, p. 373.

[illegible] botanique 1855, p. 542.

[illegible] bot. 1855, p. 541, u. Pflanzenphysiol. 1835, Bd. [illegible]

[illegible] géographie bot. p. 540 u. 1067, u. Pflanzenphysiol. Bd. [illegible]

[illegible] 681.

Herbar gelegen hatten[1]. Angaben über die Bewahrung der Keimfähigkeit in Pilzsporen finden sich u. a. noch bei Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 335, Brefeld, Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft 3, p. 66.

Mit Gyps gemengte lufttrockene Hefe war nach Pasteur[2] nach 7 Monaten noch entwicklungsfähig, nach längerer Aufbewahrung aber nicht.

Moose und Flechten, die auf sonnverbrannten Felsen staubtrocken werden, müssen jedenfalls Austrocknen vertragen, doch ist unbekannt, wie lange sie in diesem Zustand lebensfähig bleiben. Alle Moose können aber nicht ohne Nachtheil ihren ganzen Wassergehalt verlieren und dieser mag wohl, selbst in trockener Zeit, nicht ganz aus Moosen entfernt werden, die z. B. auf Mauern leben und ihre Rhizoiden tief in das die Spalten ausfüllende Erdreich treiben. Hedwig's[3] Annahme, es würden alle Moose durch Austrocknen getödtet, kann jedenfalls nicht für alle Fälle richtig sein, doch ist auf die Angabe Necker's[4], es seien aus alten Herbarien entnommene Moose wieder aufgelebt, um so weniger Gewicht zu legen, als auch die meisten todten Laubmoose bei Zufuhr von Wasser ein straffes Aussehen erhalten.

Gifte.

§ 98. Es ist schon früher hervorgehoben, dass auch die zur Ernährung der Pflanze nothwendigen Stoffe in zu grosser Menge, oder wenn sie, wie freie Alkalien oder Säuren, in ungeeigneter Form geboten sind, eine Schädigung oder Tödtung der Pflanze bewirken, dass dieses aber auch durch viele für die Ernährung der Pflanze nicht nothwendige Stoffe erreicht wird, die wir gewöhnlich Gifte dann nennen, wenn sie schon in verhältnissmässig geringer Menge die Tödtung herbeiführen. Diese wird durchgehends erst durch eine gewisse Dosis des giftigen Körpers erzielt, der, in ganz geringer Menge geboten, entweder keinen bemerklichen oder doch nur einen schädigenden Einfluss geltend macht, welcher nicht zum Tode führen muss. Insbesondere erholt sich die Pflanze nach nur vorübergehender leichterer Einwirkung wieder, während längere Dauer der Einwirkung zumeist endlich den Tod herbeiführt, sei es durch direct schädliche Wirkung des influirenden Körpers oder durch Hemmung der vitalen Functionen, die allgemein nachtheilig für die turgescente Pflanze wird.

Zumeist sind die für den animalischen Organismus nachtheiligen Stoffe auch für die Pflanzen Gifte[5], doch gilt dieses nicht allgemein, und Kohlenoxyd ist z. B. für die Pflanze in selbst grosser Menge nicht oder nur sehr untergeordnet schädlich[6]. Vielleicht schützt auch die Undurchlässigkeit man-

---

1) Vgl. Hofmeister, Allgem. Morphologie 1868, p. 556.

2) Etude s. l. bière 1876, p. 80. Vgl. auch Schuhmacher, Sitzungsb. d. Wien. Acad. 1875, Bd. 70, Abth. 1, p. 164. Nach Claude Bernard (Leçons s. l. phénomènes d. l. vie 1878, p. 54) erzeugte getrocknete Hefe noch nach 2jähriger Aufbewahrung Gährung. Auch soll frische Hefe durch einen 3—4tägigen Aufenthalt in absolutem Alkohol nicht getödtet worden sein. — Ebenso liegen Angaben vor, dass Sporen von Pilzen sowie Samen durch Liegen in Alkohol ihre Keimfähigkeit nicht verloren (Vgl. Hoffmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 331, und Nobbe, Samenkunde 1876, p. 283).

3) Humboldt, Aphorismen aus d. chem. Physiol. d. Pflanzen, übers. von Fischer 1794, p. 173. 4) Cit. bei de Candolle, Pflanzenphysiol. 1835, Bd. 2, p. 876.

5) Vgl. Schübler, Flora 1827, Bd. 2, p. 755; de Candolle, Physiolog. végétale 1832, Bd. 3, p. 1363.

6) Siehe Bd. I, p. 198. Eine gewisse schädliche Wirkung bemerkte Kabsch, Bot. Ztg. 1862, p. 347 u. 358.

che Pflanzen gegen den Einfluss solcher Stoffe, die nur innerhalb des Protoplasmas tödtliche Wirkungen erzielen. Darin mag wohl die Ursache liegen, dass Kühne [1]) das Protoplasma der Staubfadenhaare von Tradescantia noch nach 17stündigem Aufenthalt in Veratrinlösung in Bewegung fand, und ein mehrtägiger Aufenthalt von Rübenschnitten in gesättigter Lösung von Morphiumacetat die Zellen nicht zum Absterben brachte [2]), denn in anderen Fällen erwiesen sich Alkaloide als wirksame Gifte, und Schwärmsporen wurden u. a. nach Strasburger [3]) durch Morphium schnell getödtet. Die meisten Gifte, insbesondere auch die Lösungen schädlicher Metalle und Metalloide, sowie die in Dampfform wirkenden Körper scheinen ihren Weg in das Innere des Protoplasmaorganismus relativ leicht zu finden [4]). Da nach Schübler [5]) die vegetabilischen Gifte auch auf die producirende Pflanze tödtlich influiren, wenn sie dieser dargeboten werden, so muss wohl Separirung dieser Stoffe im Innern des lebendigen Organismus oder Vorhandensein in zu geringer Menge den bezüglichen Pflanzen Schutz gegen den eigenen Giftstoff gewähren, sofern dieser präformirt vorhanden ist, was sicher nicht immer zutrifft, da z. B. bittere Mandeln Amygdalin führen, und Blausäure erst mit dem Tode der Zelle entsteht.

Die für Thiere bekannte, spezifisch ungleiche Empfindlichkeit treffen wir auch für vegetabilische Organismen wieder. Besonders widerstandsfähig gegen verschiedene Gifte hat sich Penicillium glaucum erwiesen, dessen Fortkommen in ziemlich concentrirten Lösungen von arseniger Säure und von Kupfervitriol beobachtet wurde, in welchen andere Schimmelpilze zu Grunde gingen [6]), und das auch gegen Uebermangansäure und Carbolsäure [7]) sich relativ widerstandsfähig zeigte. Ferner widerstehen die Sporen des gegen hohe Temperaturen so auffallend resistenten Bacillus verschiedenen Giften, wie Quecksilbersublimat, Kupfervitriol, Carbolsäure, in auffallend hohem Grade und keimen nach Beseitigung dieser Stoffe [8]). Uebrigens muss nicht Resistenz gegen ein Gift auch eine relative Unempfindlichkeit gegen ein anderes Gift bedingen, so dass die Anordnung der Gifte nach ihrer tödtlichen Wirkung nicht für alle Pflanzen dieselbe Reihenfolge liefern dürfte.

Ein näheres Eingehen auf die für die Pflanze giftigen Stoffe ist hier nicht geboten, wo wir die normalen physiologischen Functionen behandelten. Zudem sind die Pflanzen in der Natur dem Einfluss giftiger Stoffe verhältnissmässig selten, so durch Vulcane, Hüttenproducte u. s. w. ausgesetzt. Ferner sind die Ursachen, warum und wie bestimmte Stoffe giftigen Einfluss ausüben, noch nicht aufgedeckt [9]), und besondere Wirkungen auf einzelne Functionen sind gleichfalls nur in einzelnen Fällen bekannt. Auf derartige Erfahrungen ist,

---

1) Untersuch. über d. Protoplasma 1864, p. 100.

2) Pfeffer, Physiol. Unters. 1877, p. 142, Anmerkg.

3) Wirkung d. Lichtes u. d. Wärme auf Schwärmsporen 1878, p. 66.

4) Einige Angaben in Bd. I, § 9. 5) Flora 1827, Bd. 2, p. 757.

6) Jäger, Flora 1843, p. 486; Chatin, ebenda 1845, p. 214; Preuss, Bot. Ztg. 1848, p. 409; Hofmann, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 330.

7) Schroeter, Cohn's Beiträge zur Biologie 1875, Bd. 1, Heft 3, p. 29.

8) Brefeld, Unters. über d. Spaltpilze 1878, p. 11, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Ges. d. naturf. Freunde in Berlin.

9) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 84.

insofern sie, wie die Sistirung der Empfindlichkeit gegen gewisse Contactreize durch Chloroform, zur Einsicht in physiologische Functionen nutzbar gemacht werden können, an geeigneter Stelle Rücksicht genommen. Dieses gilt auch hinsichtlich der Bedeutung der partiären Pressung der Kohlensäure und des Sauerstoffs, der alkalischen oder sauren Reaction der Nährlösung und anderer derartiger Verhältnisse.

Eine Zusammenstellung über die Wirkung verschiedener Gifte findet sich bei de Candolle[1]) und hier, sowie bei Treviranus[2]) und Göppert[3]), ist auch die ältere Literatur citirt. Verschiedene Angaben aus neuerer Zeit sind ferner mitgetheilt bei Nobbe[4]) und bei Frank[5]). Von practischer Bedeutung sind bekanntlich die zur Desinfection benutzten Stoffe, wie Carbolsäure und Salicylsäure, geworden, die, wie viele andere Benzolderivate, die Entwicklung niederer und höherer Pflanzen hemmen, oder bei genügender Concentration den Tod herbeiführen. Schon bei einer Verdünnung von 1 zu 10 000 hemmt nach Schröter[6]) Carbolsäure die Gährung durch Bacterien, deren Entwicklung nach Buchholz[7]) ganz gehindert ist in einer Flüssigkeit, die in 100 Theilen 1 Theil Carbolsäure enthält, während Tödtung erfolgt, wenn der Carbolsäuregehalt auf 1 Proc. gesteigert wird. Demgemäss wird durch die übliche Desinfection mit Carbolsäure der Regel nach nur Hemmung der Gährthätigkeit und der Vermehrung der Bacterien, nicht aber Tödtung erzielt[8]). Von neueren Arbeiten, welche die Wirkung verschiedener Antiseptica und Gifte behandeln, sei noch hingewiesen auf: Darwin, Insectenfressende Pflanzen 1876, p. 179; Werneke, Bot. Centralblatt 1880, p. 648; Wenckiewicz, ebenda 1880, p. 1411; Meyer, ebenda 1881, Bd. 5, p. 3.

---

1) Physiologie végétale 1832, Bd. 3, p. 1324.
2) Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 721.
3) De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio, 1827.
4) Samenkunde 1876, p. 254. 5) Die Krankheiten d. Pflanzen 1880, p. 331.
6) Cohn's Beiträge z. Biologie 1875, Bd. 1, Heft 3, p. 49.
7) Bot. Jahresb. 1876, p. 264. 8) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 27, 205 u. s. w.

[illegible] zu Band I und II.

[illegible] beziehen sich auf Band I.

Druckfehler.

Auf Seite 1—141 (Bd. II) sind die auf § 35—99 des II. Bandes bezüglichen Citate um 1 Ziffer zu hoch, so dass z. B. p. 141, Zeile 9 von unten statt § 67 stehen muss: § 66.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



